Beiträge zur Physiologie der Melanophoren von Fischembryonen

Von

Franz Duspiva

Aus dem I. Zool. und Tierphysiol. Institut der Universität Wien und der Hydrobiologischen Donaustation in Wien

(Mit 5 Textfiguren und 9 Tafeln)

(Vorgelegt in der Sitzung am 9. Juli 1931)

I. Einleitung.

»Alle Chromatophoren (Becher), unabhängig von der Art des Pigmenteinschlusses und der Lagerung im Körper, entstammen undifferenzierten Mesenchymzellen des unsegmentierten Kopfmesoderms und des segmentierten wie unsegmentierten Rumptmesoderms.« Durch die Bildung stärker lichtbrechender, anfangs noch farbloser Körnchen wird die Mesenchymzelle zur Vorstufe eines Melanophors oder Lipophors, während der Guanophor schon von Anfang an das Guanin in Kristallform auszuscheiden pflegt. »Wenn«, so schreibt Becher, einmal Pigmentkörnchen auftreten, so sind die wichtigsten Geschehnisse in der Bildung der Farbstoffzellen schon abgelaufen«. Das Erscheinen der ersten Pigmentzellen wird von den Autoren schon sehr frühzeitig angegeben. Für eine vergleichende Betrachtung sind aber bei der so außerordentlich verschieden raschen Entwicklung der Fische nur solche Angaben verwertbar, die auch gleichzeitig etwas über den allgemeinen Entwicklungszustand der Embryonen aussagen. So findet man in der Literatur gewöhnlich angegeben, daß zur Zeit der ersten Herzpulsationen das Auftreten der Melanophoren zu beobachten ist. Während der Ingangsetzung des Kreislaufes kommen also im Embryo die Stoffe zur Reaktion, die wir als die Vorstufen des Melanins betrachten.

Hinsichtlich des Ortes des ersten Auftretens von Pigmentzellen herrschen bei den Teleostiern die größten Verschiedenheiten. List beschreibt den Embryonalsaum als einen Hauptentstehungsort von Pigmentzellen, welche im Verlauf der weiteren Entwicklung von diesem Ort aus auf den Embryo überwandern. Alle älteren Autoren sind der Ansicht, daß es bestimmte Entstehungsorte der Pigmentzellen gebe, von denen ausgehend sich die Farbzellen dann oft durch eine längere Wanderung über den Körper des Embryo verteilen. Die »funktionellen Erscheinungsformen«, Reaktionen der Melanophoren auf verschiedene Reize, wurden von diesen Beobachtern für einen Beweis des aktiven Wanderns der Farbzellen gehalten, da man damals die Pigmentverlagerung durch eine amöboide Bewegung

der Farbzelle erklärte. So ist es verständlich, daß auch Wenckebach, der das Ausstrecken von Fortsätzen embryonaler Chromatophoren mariner Fische bei Belichtung beobachten konnte, diese Erscheinung dazu benutzte, eine phototaktische Wanderung der Zellen anzunehmen, mit welcher er ihre eigentümliche Lagebeziehung zu stark lichtbrechenden Ölkugeln des Dotters zu erklären versuchte.

Neue Anschauungen kamen in diese Frage durch die Untersuchungen von Bolk. Der Autor beobachtete das streng segmentale Auftreten der Melanophoren bei *Atherina* und *Alburnus lucidus* und ist der Ansicht, das die Farbzellen hier an Ort und Stelle entstanden sind. Seither wurden auch von anderen Autoren ähnliche Fälle berichtet, so daß man heute der Ansicht ist, daß die jungen Chromatophoren in der Regel an Ort und Stelle entstehen und keine weiteren Wanderungen unternehmen. Immerhin aber können auf kleineren Strecken Ortsveränderungen von Farbzellen beobachtet werden. Betreffs aller weiterer Einzelheiten verweise ich auf die Arbeiten von Bolk, Wagner und Becher, wo auch die ältere Literatur zitiert wird.

Obwohl über den Farbwechsel der Fische eine schon so reiche Literatur vorliegt, gibt es noch keine Arbeit, welche die Ontogenie der Chromatophorenreaktionen behandelt. Nur gelegentliche Mitteilungen von Autoren, deren Untersuchungen morphologischen Fragen galten, zeigen, daß auch die Farbzellen der Embryonen zu lebhafter Pigmentverlagerung fähig sind. Nirgends aber fand ich Angaben über Unterschiede in der Reaktionsweise der jüngsten Chromatophoren den erwachsenen Zellen gegenüber, so daß es mir lohnend zu sein schien, darüber Untersuchungen zu beginnen.

Die Aufgabe dieser Arbeit soll es nun sein, den Farbwechsel der Embryonen festzustellen, also die Morphologie des Jugendkleides durch die Physiologie zu ergänzen und damit auch dem Problem der Bedeutung des Pigmentes für das Tier einen Beitrag zu liefern.

Das Material.

Für die Versuche wurden die Embryonen und Jungfische von *Perca fluviatilis* L.. *Salmo salvelinus* L., seltener auch von *Abramis brama* L. und *Leuciscus rutilus* L. verwendet.

Der Barsch laicht in der Alten Donau in der zweiten Hälfte des Monats April und benützt die ausgedehnten Characeenrasen als Laichplatz. Bei niedrigem Wasserstand und ruhigem Wetter kann man dort die bekannten Laichschnüre in größerer Menge sammeln. Da das Alter der Embryonen eines solchen Materials unbekannt ist, hielt ich erwachsene Barsche in den Freilandbecken der Hydrobiologischen Donaustation und konnte so täglich den abgelegten Laich sammeln, welcher sich immer als befruchtet erwies. Auch künstliche Befruchtung eben abgelegter Laichschnüre gelang. In strömendem Wasser gehalten, entwickelten sich die Embryonen mit geringer Sterblichkeit und schlüpften schon am 7. Tage nach der Befruchtung aus (14° C). Sowie sich die glashellen Larven von den Eihüllen befreit hatten, nahmen sie auch schon eine freischwimmende Lebensweise an. Durch schwirrende Bewegungen der Schwanzflosse und mit rascher Vibration der Brustflossen treiben sie ihren durch den Dottersack beschwerten Körper in aufrechter Haltung in einer steilen Bahn aufwärts. Wird die Schwimmbewegung eingestellt, so

sinkt die Larve kopfabwärts zu Boden. Da Schwimmbewegung und Ruhepausen in kurzen Perioden wechseln, so sind die Larven in der Lage, sich auch über tiefem Wasser nahe der Oberfläche zu erhalten. Dem Barsch kommt also gleich nach dem Ausschlüpfen eine rein pelagische Lebensweise zu. Nach Resorption des Dottersacks wird die Schwimmstellung eine horizontale, die Schwimmblase tritt in Erscheinung und der erste Nahrungserwerb setzt ein. Da ich im Darm Rotatorien, Nauplien, Peridineen und *Clathrocystis* in großen Mengen gefunden habe, so kann ich den Jungbarsch als einen typischen Planktonfresser bezeichnen.

Cyprinidenlaich verschaffte ich mir durch Abstreifen geschlechtsreifer *Abramis*- und *Leuciscus*-Weibchen. Die nach Wasserzutritt ungemein klebrigen Eier ließ ich nach Zugabe des artgleichen Sperma auf den Boden von flachen Glasschalen sich festsetzen. Die Schalen wurden in einem von Leitungswasser durchströmten Bruttrog aufgestellt. Die am 9. Tag nach der Befruchtung ausschlüpfenden Jungfische bleiben während der ersten zwei Tage der Dottersackresorption mit Hilfe einer an der Unterseite des Kopfes befindlichen Klebdrüse an im Wasser befindlichen festen Gegenständen hängen (Wasserpflanzen, Glasscheiben). Am 3 .Tag nach dem Ausschlüpfen nehmen sie bei stark geschrumpftem Dottersack eine pelagische Lebensweise an. In der Nahrung gleichen sie den Barschen; sie sind ebenfalls Planktonfresser.

Die Studien am Saibling führte ich in der Biologischen Station in Lunz aus und bezog dort das Material aus der Brutanstalt des Kupelwieser'schen Gutes. Die Entwicklungsstadien des Saiblings gleichen den bekannten Jugendformen der Forelle, so daß darüber nichts Wesentliches zu berichten ist.

Hier sei es mir gestattet, meinem sehr verehrten Lehrer Herrn Prof. Paul Krüger für sein lebhaftes Interesse und stete Hilfsbereitschaft vielen, vielen Dank auszusprechen. Der Aufenthalt an der Biologischen Station in Lunz wurde mir durch eine Unterstützung der Akademie der Wissenschaften in Wien ermöglicht, wofür ich meinen ergebensten Dank ausspreche, und ferner erlaube ich mir Herrn Prof. Franz Ruttner auch an dieser Stelle für die Überlassung eines Arbeitsplatzes und die Besorgung des Materials bestens zu danken. Vielen Dank schulde ich auch dem Leiter der Hydrobiologischen Donaustation in Wien Herrn Prof. Adolf Cerny für die Überlassung eines Arbeitsplatzes und die Beschaffung von Material.

II. Physiologische Untersuchungen.

1. Beginn und Geschwindigkeit der Körnchenströmung.

Buchholz und Wenckebach waren die ersten Autoren, die an den Pigmentzellen der Fischembryonen das Auftreten und Wiederverschwinden von Fortsätzen beobachten konnten. Auch in neuester Zeit wurde die gute Reaktionsfähigkeit der embryonalen Pigmentzellen betont; so sagt Becher, daß sich ihm die Melanophoren jüngerer Fischlarven von der Forelle, dem Saibling und dem Felchen, die eben der Eihaut entschlüpft sind oder aus ihr entnommen wurden, zur Beobachtung der Körnchenströmung als recht geeignet erwiesen.

Die früheste erkennbare Körnchenströmung beobachtete ich an dem Embryo des Flußbarsches am 3. Tage nach dem Auftreten des ersten Melaninpigmentes. Aber schon an jüngeren Barschen war eine so auffallende Verschiedenheit im Ausbreitungszustande der

Melanophoren zu erkennen, daß ein noch früheres Einsetzen der Körnchenströmung sehr wahrscheinlich ist. Ebenso konnte man ständig bei den später sich neu bildenden Chromatophoren, die erst ganz wenig Melaningranula enthielten, bei Reizung des ganzen Melanophorensystems auch bei diesen ein den älteren Zellen konformes Verhalten feststellen. Sie sind also ebenso reaktionsfähig wie die älteren Zellen, wenn auch hinsichtlich der Zeit Unterschiede zu bestehen scheinen, indem die jüngsten etwas langsamer zu reagieren pflegen. Bei *Salmo salvelinus* fand ich deutliche Reaktionsfähigkeit seiner Melanophoren am 4. Tage nach Ausbildung der ersten Farbzellen. Die Schwierigkeit, an einem noch früheren Termin Strömungserscheinungen erkennen zu können, ist daran gelegen, daß die Zelle noch zu kurze Fortsätze besitzt, um eine Lageveränderung der Körnchen wahrzunehmen. Im allgemeinen glaube ich daher, sagen zu können: Sobald ein Melanophor Melaningranula zur Entwicklung bringt, so hat er damit auch seine Fähigkeit zur Pigmentverlagerung erreicht. Das Erlangen dieser Fähigkeit bedeutet für die Farbzelle keineswegs den Abschluß einer weiteren morphologischen Entwicklung. Die Granulabildung hält weiter an und die äußere Form kann noch weitgehend im Laufe der späteren Entwicklung verändert werden, ohne daß aber damit auch zur Zeit sehr rascher morphologischer Veränderungen, beispielsweise während der Dottersackresorption des Barsches, eine Funktionshemmung verbunden wäre. Körnchenströmung zeigen bei den Embryonen vom Barsch, Brachsen und Saibling alle Melanophoren, gleichgültig ihrer Form und Lagerung. Zur genaueren Beobachtung habe ich stark ramifizierte Zellen herangezogen, welche schon geringe Pigmentverlagerungen mit einer auffallenden Gestaltsveränderung anzeigen. Als besonders günstig habe ich die großen, sehr stark verästelten Pigmentzellen, die den Dottersack des Jungbarsches bedecken, befunden, welche die rascheste Körnchenströmung zeigen. Messungen mit dem Okularmikrometer ergaben bei letzteren während der Kontraktionsphase eine mittlere Geschwindigkeit der Granula von 28 μ in der Minute. Da die Fortsätze der Dottersackmelanophoren durchschnittlich 70 μ lang sind, so kann man also nach einer Reizung eine völlige Pigmentkontraktion nach $2^1/_2$ Minuten erwarten. Viel geringere Strömungsgeschwindigkeit weisen die Farbzellen der Cyprinidenlarven auf. Ungefähr die Mitte nehmen die Melanophoren des Saiblings ein, bei welchem nach Einwirkung eines intensiven Reizes nach 5 Minuten sämtliche Farbzellen aus einem Extremzustand in den anderen übergehen können. Einzelne reagieren schon in 3 Minuten. Vor allem bei weniger intensiven Reizen brauchen die Farbzellen der Saiblingembryonen aber rund 10 Minuten, um eine extreme Pigmentverlagerung zu bewirken. Bei einer so langen Dauer der Strömung ist die Geschwindigkeit der einzelnen Granula so gering, daß man ihre Bewegung nur mit Mühe feststellen kann. Vergleichen wir aber die Angabe v. Frisch's für *Crenilabrus pavo*, bei welchem nach elektrischer Reizung die Pigmentkontraktion in

5 bis 10 Sekunden (?) verläuft, mit den obigen Werten, so sehen wir, daß sich die besprochenen Jungfische durch keine besonders rasche Körnchenströmung auszeichnen.

2. Funktionelle Erscheinungsformen.

Wir wissen auf Grund der Studien von Ballowitz und W. J. Schmidt, daß der Melanophor seine Form dauernd beibehält, gleichgültig, welchen Expansionszustand sein Pigment auch zur Zeit besitzt, und daß die Verlagerung der Pigmentgranula als intrazellulare Körnchenströmung abläuft. In einer Reihe von Arbeiten wurden die Strömungserscheinungen beschrieben, doch beschränkten sich die Autoren auf die Untersuchung der abgeplatteten Melanophoren mit deutlicher Reihenstellung der Körnchen, wie sie für die erwachsenen Knochenfische typisch sind. Die Jungfische haben aber diese Art der Pigmentzelle noch nicht ausgebildet, wie auch Becher betont, welcher die Reihenstellung der Farbkörnchen in den Melanophoren junger Fischlarven noch nicht für so ausgesprochen hält als bei den Schwarzzellen der erwachsenen Tiere derselben Art. Nach meiner Ansicht ist das Auftreten der deutlichen Reihenstellung besonders von zwei Umständen abhängig. Es muß eine genügende Zahl von Melaningranula entwickelt und die Zelle und ihre Ausläufer müssen abgeplattet sein. So zeigen die im Querschnitt runden Arme der Schwarzzellen des Jungbarsches niemals eine Reihenstellung, während sie bei den Saiblingen wenigstens in der Expansionsphase schon deutlich wird. Das gleiche gilt natürlich vom Sichtbarwerden des Kernes und der Sphäre. So findet man beim Jungbarsch niemals die bekannten Bilder der hellen Kern- und Sphärenflecke, obwohl die Ursachen vorhanden sind, während diese Bilder beim Saibling deutlich sind.

Nun soll noch einiges über die Strömungserscheinungen mitgeteilt werden, insoweit sich die dabei auftretenden Strukturen als geeignet erwiesen, um bei Experimenten die Phase der Zelle noch vor dem Eintritt deutlicher Formveränderung oder gar an konserviertem Material in ausgeprägten Fällen beurteilen zu können. Ist das Pigment der Zellen maximal expandiert, so sind die Granula gleichmäßig verteilt und je nach der Form und dem Alter der Zelle mehr oder weniger deutlich in Reihen angeordnet. Trifft nun ein Kontraktionsreiz die Zelle, so beobachtet man zuerst eine Schollenbildung, hervorgerufen durch ein Zusammentreten der vorher gleichmäßig verteilten Körnchen. Je nach der Stärke des einwirkenden Reizes können mehr oder weniger weite Strecken der Zelle davon gleichzeitig betroffen werden. Gewöhnlich tritt diese Ballung an den äußersten Enden der Fortsätze ein, die sich bald klumpig abrunden, doch kann man diese Erscheinung auch beliebig anderswo, aber immer am peripheren Teil der Zelle zuerst auftreten sehen. Wirkt der Reiz weiter ein, so zeigt allmählich die ganze Zelle die Schollenbildung, und das zentripetale Abwandern der Pigmentklumpen aus

den Armen setzt ein. Nach dieser Schollenbildung, die in allen Fällen eintritt, sieht der Melanophor wie zerstört aus; die vorher kontinuierlich pigmentierten Fortsätze sind jetzt vielfach unterbrochen

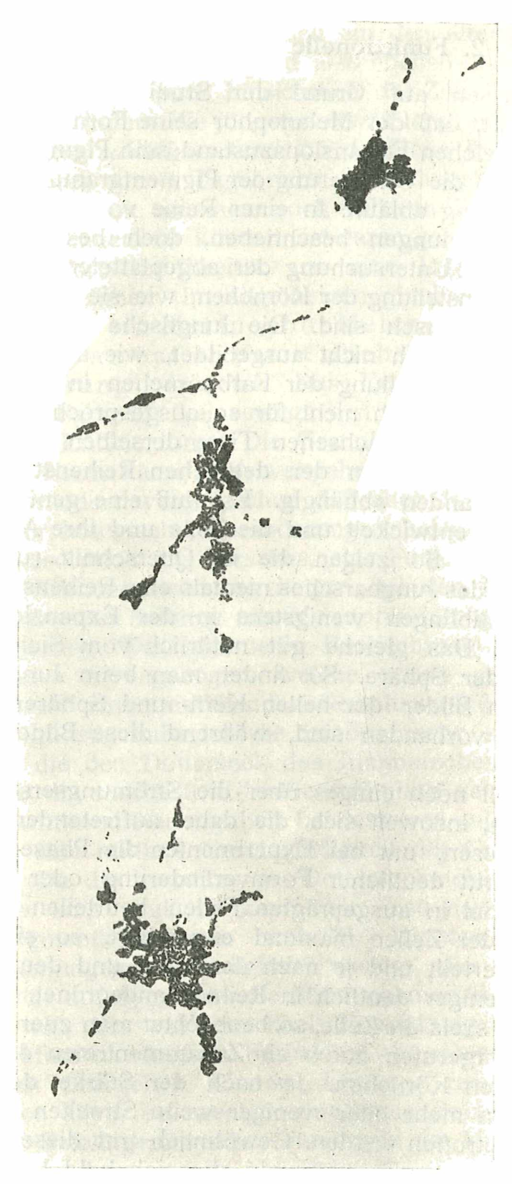


Fig. 1. Junge Melanophoren von *Salmo salvelinus* in der Kontraktionsphase.

(Fig. 1). Das Abwandern der Klumpen geht bis zu den bekannten Bildern vollkommener kugeliger Ballung vor sich. Diese Form der Pigmentballung bleibt beim Saibling nur bis zum Ausschlüpfen

deutlich, bis dahin ist auch eine Änderung in der Gestalt der Zelle vor sich gegangen. Auf den älteren Entwicklungsstadien der Melanophoren werden Expansions- und Kontraktionsströmung einander ähnlicher, da infolge starker Anreicherung von Pigmentgranula und Mangel an langen, dünnen Ausläufern sich keine Ballen mehr abheben können.

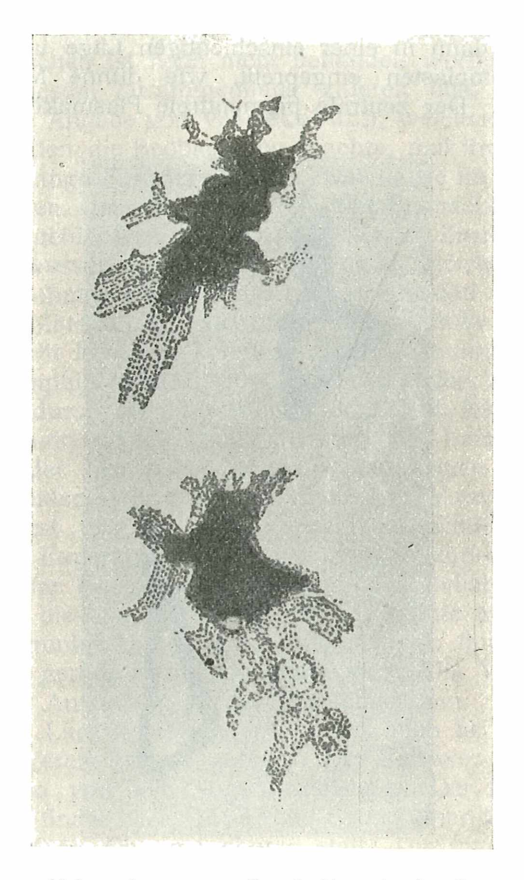


Fig. 2. Junge Melanophoren von *S. salvelinus* in der Expansionsphase.

Befindet sich ein geballter Melanophor im Stadium der Expansion, so ist das Aussehen dieser Strömungserscheinung ein ganz anderes. Die Masse des Pigmentes befindet sich im Zentrum. Die strömenden Granula wandern schütter verteilt, niemals klumpig geballt, je nach der Form der Zelle in mehr oder weniger breiten Bändern der Peripherie zu. Bei Saiblingsembryonen zeigen dann die Granula die deutlichste Reihenstellung. Die Ränder der Zellarme sind stufig; derart ausgeprägt kann die Reihenstellung werden (Fig. 2). So klare Bilder erreicht man aber nur bei sehr rascher Expansionsströmung bei kräftiger Reizung. Ist die Expansion schon weiter

fortgeschritten, so findet sich nur im zentralen Teil der Zelle eine Pigmentanhäufung, das Zeichen einer noch unvollständigen Expansion, nicht aber einer beginnenden Kontraktion. Bei maximal expandierter Zelle ist wieder eine gleichmäßige Verteilung der Granula erreicht. Bei jüngeren, noch nicht mit Pigmentkörnchen vollgefüllten Schwarzzellen des Barsches kann man in diesem Stadium sehen, wie alles Pigment nach der Peripherie des Zellkörpers abgedrängt ist. Die Granula liegen dann in einer einschichtigen Lage in den äußersten Rand des Protoplasten eingepreßt, wie dünne Mikrotomschnitte zeigen (Fig. 3). Der zentrale pigmentfreie Plasmakörper beherbergt

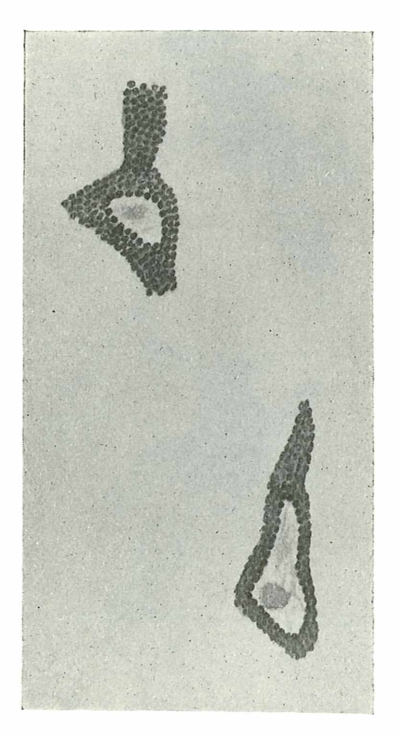


Fig. 3. Querschnitt durch einen Melanophoren der ventralen Pigmentlinie von *Perca fluviatilis*.

den Kern, doch ist nicht dieser etwa die alleinige Ursache der Verdrängung der Pigmentkörnchen, da auch die kernfreien Basalstücke der Zellarme im Zentrum der Granula entbehren. Man kann diese Verhältnisse auch am lebenden Tier bei Benutzung der Mikrometerschraube sehen, da man die Granula in zwei Schichten scharf einzustellen imstande ist. Die Beobachtung läßt eine Erklärung im Sinne der Theorie von Schmidt-Rhumbler zu. Wir beobachten in diesem Fall die Auswirkung einer Plasmaverfestigung, die von der hier unsichtbaren Zellsphäre ihren Ausgang nimmt und die Granula nach der Peripherie hin abgedrängt hat. Bei den lamellösen

Melanophoren der anderen Jungfische liegen die beiden Granulaschichten viel zu nahe beisammen, um sie deutlich trennen zu können.

3. Der Farbwechsel der Jungfische.

A. Der Einfluß der Beleuchtung.

Die Frage nach einem Farbwechsel der jüngsten Entwicklungsstadien von Fischen ist noch nicht behandelt worden. Das wenige, was sich in diesem Zusammenhang zitieren läßt, ist eine schon früher erwähnte Angabe von Wenckebach, welcher an Embryonen von Pleuronectiden die Beobachtung machte, daß ihre Melanophoren im Lichte sehr lange Fortsätze treiben, welche sie im Dunkeln wieder fast ganz verlieren. Demgegenüber steht eine Beobachtung v. Frischs, welcher junge, geblendete Dottersackforellen im Ziegler'schen Durchströmungskompressorium $^1/_2$ bis $^3/_4$ Stunde belichtete und keine Reaktion wahrnehmen konnte. Außer diesen beiden Angaben ist mir kein weiteres Material, welches für einen Farbwechsel der Jungfische in Betracht kommen könnte, aus der Literatur bekannt. Über die bei den Amphibien diesbezüglich vorliegenden Verhältnisse sind wir vor allem durch die Untersuchungen von E. Babák an *Amblystoma*-Larven unterrichtet. Wenn man größere Larven längere Zeit im Dunkeln oder im Lichte hält, so findet man die Dunkeltiere durchwegs dunkler gefärbt als die Lichttiere. Verwendet man aber ganz junge, erst vor kurzer Zeit aus den Eihüllen entschlüpfte Larven zu dem Experiment, so kann man noch stärker hervortretende Unterschiede der Hautfärbung, je nach der Belichtung feststellen. Während aber die älteren Larven sich im Lichte aufhellen und im Dunkeln eine dunkle Hautfärbung annehmen, so findet bei den ganz jungen Larven gerade das Umgekehrte statt. Die Verdunklung tritt im Lichte, die Aufhellung in der Dunkelheit ein. Exstirpierte nun Babák älteren Larven die Augen, so trat auch bei ihnen das Verhalten der jüngeren Larven zutage. Der Farbwechsel der älteren Larven ist also von den Augen abhängig. Der Farbwechsel der jüngeren Tiere findet nach Babák auf Grund einer direkten Wirkung des Lichtes auf die Chromatophoren statt: Die pigmentomotorische Funktion der Netzhäute scheint sich erst allmählich zu entfalten, wogegen die direkte Reizbarkeit der Chromatophoren schon früher besteht. Diesem Umstand ist es zuzuschreiben, daß die ganz jungen, normalen *Amblystoma*-Larven zuerst in der Dunkelheit heller, im Lichte dunkler werden können, also denjenigen Farbwechsel aufweisen, welchen wir sonst nur bei geblendeten älteren Larven erkannt haben. Als zweiter Beleg dafür, daß die jungen Netzhäute noch keine pigmentomotorische Funktion besitzen, dient die Tatsache, daß man während der ersten Tage nach der Blendung ganz junger *Amblystoma*-Larven oft keinen bestimmten Unterschied in der Färbung der normalen und blinden Tiere finden kann; derselbe entwickelt sich später, wobei bedeutende individuelle Verschieden-

heiten bestehen.« Fischel[1] und Flemming[2] beobachteten an *Salamandra*-Larven ebenfalls eine, wenn auch nicht bedeutende Verdunklung im Licht und Aufhellung in der Dunkelheit. So scheint also bei den Amphibien ein inverser Farbwechsel der jüngsten Entwicklungsstadien recht verbreitet zu sein, zumindest bei den Urodelenlarven. Die von Babák untersuchten Anurenlarven waren nicht in dem Maße reaktionsfähig wie die des Axolotl.

Der Farbwechsel erwachsener Fische ist heute infolge einer Reihe eingehender Arbeiten ein recht gut bekanntes Gebiet. Die pigmentomotorische Funktion des Auges bei Fischen wurde zuerst von Pouchet erkannt. Eine genaue Analyse der damit verbundenen Erscheinungen führte v. Frisch durch. Ich will im folgenden nur einige wenige Punkte aus den Arbeiten dieses Autors anführen, welche für diese Untersuchung von Bedeutung sind. Exstirpation der Augen bewirkt Dunkelfärbung des Tieres, welcher erst nach längerer Zeit, Tage bis Monate, ein Hellerwerden folgt, das durch andere auf die Pigmentzellen wirkende Faktoren bedingt ist. Den Augen kommt also unter normalen Umständen im Licht eine aufhellende Wirkung zu. Einen sehr starken Einfluß auf die Färbung des Fisches hat die Farbe des Untergrundes. Schwarzer Untergrund bewirkt je nach der Reaktionsfähigkeit des Tieres schon nach wenigen Minuten tiefe Dunkelfärbung, während ein weißer Untergrund oder gar durch den Boden des Behälters eintretendes Licht (Mayerhofer) eine maximale Aufhellung des Tieres hervorbringt. Wir können also im Experiment durch das Halten der Fische auf einem weißen oder schwarzen Untergrund die pigmentomotorische Funktion des Auges in Wirkung treten lassen. v. Frisch hat gezeigt, daß Pfrillen, denen die Augen exstirpiert wurden, nach einiger Zeit einen von den Beleuchtungsverhältnissen abhängigen Farbwechsel zeigen, der dem normalen, von den Augen beherrschten, entgegengesetzt ist, aber ebenfalls sehr rasch verläuft. »Auch wenn man eine Pfrille nur $^1/_2$ Minute lang verdunkelt, so ist an ihr meist schon eine deutliche Aufhellung zu erkennen.« »Das Dunkelwerden ist meist schon wenige Sekunden nach dem Beginn der Belichtung erkennbar, stets nach $^1/_2$ Minute deutlich und nach 1 bis 2 Minuten vollendet.«

Bei keinem anderen blinden Fisch fand der Autor diese Lichtreaktion so deutlich, konstant und so schnell verlaufend wie bei den Pfrillen. Zuverlässig, aber etwas langsamer erfolgt die Aufhellung bei den Karauschen; die Verdunklung geht ebenso rasch vor sich wie bei den Pfrillen. An einigen schon seit Monaten geblendeten Flußbarschen sah v. Frisch diesen Farbwechsel manchmal in einer extremen Weise und in wenigen Minuten ablaufen, doch trat er nicht immer ein. Oft konnte der Autor bei der Belichtung gar keine Veränderung wahrnehmen. Bei den Forellen kommt nach v. Frisch diese Reaktion bei ihrem Farbwechsel kaum in Betracht.

---

[1] A. Fischel: Anat. Hefte *58*, 1919.
[2] W. Flemming: Arch. f. mikroskop. Anat. *48*, 1897.

»Zwei junge, erst einige Wochen alte Forellen aber wurden 14 Tage nach der Augenexstirpation deutlich, wenn auch nicht stark, im Dunkeln heller und am Licht etwa binnen 2 Minuten wieder dunkel.« Für die Pfrille hat nun v. Frisch den Beweis erbracht, daß es sich hier nicht um eine direkte Erregbarkeit der Chromatophoren durch das Licht handelt — von einer solchen konnte er weder bei den jungen Forellen noch bei den Pfrillen eine Spur nachweisen —, sondern die Reaktion wird bei den Pfrillen von einer Stelle des Kopfes ausgelöst, die der Lage nach dem Pinealorgan entspricht. Seine Zerstörung schließt aber die Reaktion nicht ganz aus, ebenso nicht die der Hypophyse und des Schaltstückes. Die Untersuchungen von Scharrer führten zur Entdeckung inkretorischer Zellen im Zwischenhirn, so daß man heute eine Grundlage für die Annahme einer hormonalen Erregungsleitung hat. Auffällig ist der außerordentlich rasche Verlauf der Reaktion, besonders im Vergleich mit der ebenfalls mit großer Wahrscheinlichkeit auf hormonalem Wege dirigierten farbigen Anpassung.

a) Versuche an *Perca fluviatilis.*

Um einen Anschluß an die Untersuchungen der älteren Autoren zu erhalten und in dem Bestreben, einen unter natürlichen Verhältnissen verlaufenden Farbwechsel zu finden, der auch für ökologische Betrachtungen verwertbar ist, wurde als das Ziel der ersten Experimente die Feststellung der Wirkung der Intensitätsschwankungen des Tageslichtes auf den Expansionszustand der embryonalen Melanophoren angesehen. Die bei der Untersuchung angewendete Methode ist äußerst einfach. Die Embryonen und Jungfische wurden in einem geräumigen Aquarium an einem von diffusem Tageslicht hell erleuchteten Ort gehalten. Um nun den jeweiligen Expansionszustand der Pigmentzellen festzustellen, mußten die Fische infolge ihrer raschen Reaktionsfähigkeit fixiert werden. Ich verwendete Alkoholchloroformeisessig nach Carnoy, welcher genügend rasch eindringt und den Zustand der Melanophoren gut wiedergibt, und zwar auch bei Embryonen, welche noch von der Zona radiata eingeschlossen sind. Geprüft wurde das Verhalten der Schwarzzellen einerseits in den Extremen der Beleuchtung, anderseits in einer diffusen Tagesbeleuchtung. Zu einiger Vorsicht mahnte die Bestrahlung mit Sonnenlicht. Da das Herausfangen der Fische unkontrollierbare Reize setzt, die Bestrahlung einer kleinen Wassermenge aber eine starke Temperaturerhöhung zur Folge hat, welche den Einfluß der Belichtung unkenntlich macht, so wurden die zur Untersuchung bestimmten Larven in einem dünnwandigen Schälchen längere Zeit vor der Bestrahlung ($^1/_2$ bis 1 Stunde) auf der Oberfläche ihres Aquariums schwimmen gelassen. So fanden die beim Herausfangen ausgeübten Reize Zeit, abzuklingen und die Temperaturerhöhung war infolge der Kühlung durch das sich bei der Besonnung nur langsam erwärmende Aquariumwasser zu vernachlässigen. Der Vergleichbarkeit

des Ergebnisses halber wurden die Jungfische auch bei den anderen Teilversuchen in gleicher Weise vorbehandelt.

Die Ergebnisse der Versuche führe ich in Tabellenform vor. Die Grade der Expansion seien durch die Ziffern 1 bis 4 ausgedrückt.

1 Die Zelle ist vollständig kontrahiert, kugelig geballt oder nur mit ganz kurzen, stummelförmigen Fortsätzen versehen.

Die Fortsätze sind lang ausgezogen.

3 Es sind Fortsätze mit einfacher Gabelung vorhanden.

4 Die Zelle ist maximal expandiert, die Fortsätze sind weit verzweigt.

		ventr. Pigmentlinie	Darm	Dottersack	Körper	pericoelomat. Pigment
25. IV. 1930, 15^{h}	I.	2—3	2	3	2—3	—
Die Barsche sind eben im Ausschlüpfen. 10 Tage nach der Befruchtung	II.	2—3	2	2	2	—
	III.	3	2	3	2—3	—
Sie stehen in hellem, diffusem Licht (Taf. I, Abb. 1)	IV.	3	3	3	3	—
	V.	3	3	3	3	—
26. IV. 1930, 10^{h}	I.	4	3—4	3—4	4	—
4 Tage nach dem Ausschlüpfen.	II.	4	4	4	4	—
20 Minuten dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt (Taf. I, Abb. 2)	III.	4	4	4	4	—
	IV.	3—4	3—4	3	3—4	—
	V.	4	4	3	3—4	—
27. IV. 1930, 21^{h}	I.	1	1—2	—	1	1—2
5 Tage nach dem Ausschlüpfen in vollständiger Dunkelheit fixiert (Taf. II, Abb. 3)	II.	1	1	—	1	1
	III.	1	1—2	—	1	1
	IV.	1	1—2	—	1	1—2
	V.	1	1—2	—	1	1—2
	VI.	1	1—2	—	1	1—2
	VII.	1	1	—	1	1
28. IV. 1930, 10^{h}	I.	4	4	—	4	4
6 Tage nach dem Ausschlüpfen.	II.	4	4	—	3	3
20 Minuten dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt (Taf. II, Abb. 4)	III.	4	4	—	4	4
	IV.	3—4	4	—	4	4
	V.	4	3—4	—	4	4
	VI.	3—4	4	—	3—4	4

Die in den Tabellen enthaltenen Ergebnisse lassen an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig. Während in diffusem Licht durchwegs ein mittlerer Expansionszustand vorherrscht, entsprechen den Extremen der Tagesbeleuchtung extreme Zustände des Farbkleides der Barschlarven, und zwar in einem den erwachsenen Fischen entgegengesetzten Sinne, d. h. sie stimmen darin mit den von Babák studierten *Amblystoma*-Larven überein. Da der Wechsel von Tag und Nacht aber als ein periodisch wirkender Faktor aufgefaßt werden kann und der Farbwechsel dann möglicherweise auf sich hiemit periodisch ändernde innere Ursachen zurückzuführen wäre, ohne daß die Chromatophoren primär durch den Intensitätsunterschied des Lichtes erregt würden, so legte ich auch diesbezügliche Versuche an. Einige Barsche wurden in der beschriebenen Art für 20 Minuten dem Sonnenlicht ausgesetzt, ein Teil der bestrahlten Tiere durch Bedecken mit einem Sturze aus Pappe für die gleiche Zeit verdunkelt.

23. IV. 1930. 1 Tag nach dem Ausschlüpfen (2 Tage nach der Befruchtung). Die Fische wurden vor dem Experiment aus der Eihülle präpariert. (Die eingeklammerten Zahlen geben den mittleren Durchmesser der Melanophoren in willkürlicher Einheit an.)

	Sonne		verdunkelt		
Ventrale Pigmentlinie.	3—4 (22)	4 (25)	1 (9)	1—2 (10)	1—2
Dottersack . . .	4 (35)	4 (35)	2 (20)	2 (20)	2—3
Darm	4 (40)	4 (35)	1—2 (16)	2—3 (20)	1
Hautchromatophoren . .	4 (30)	4 (30)	1—2 (16)	1—2 (17)	2—3

Auch dieser einfache Versuch zeigt deutlich ein starkes Ausblassen der verdunkelten Fische. Wenn die Kontraktion hier nicht so stark ausgefallen ist wie bei den am Abend fixierten Barschen, so liegt dies in der recht kurzen Zeit der Verdunklung. Maximale Kontraktion verlangt Dauerverdunklung, wie sie ja bei den vorher angeführten, am Abend fixierten Tieren verwirklicht war.

Dieser von den Beleuchtungsverhältnissen abhängige Farbwechsel der Jungbarsche tritt schon sehr frühzeitig auf. Ich beobachtete ihn schon in voller Deutlichkeit am 9. Tage nach der Befruchtung. Alle Melanophoren beteiligen sich an ihm, gleichgültig ihrer Lagerung. Auch ganz junge, eben in Erscheinung getretene Farbzellen sind schon mit voller Deutlichkeit bei Nacht kontrahiert, bei Tag expandiert.

Besonderes Interesse beansprucht die Frage, wie lange dieser Farbwechsel sichtbar bleibt oder mit anderen Worten, wann die Herrschaft der Augen einsetzt. Babák ist bei *Amblystoma* zu der Ansicht gekommen, daß möglicherweise der Zeitpunkt des Hervortretens der pigmentomotorischen Funktion der Netzhäute mit demjenigen ihrer Befähigung zur Gesichtstätigkeit zusammenfällt. Es ist,

wie schon Babák betont, schwer, über die Sehtüchtigkeit der Larven ein sicheres Urteil zu fällen. Wenn der Dottersack beim Barsch aufgebraucht ist — das ist 5 Tage nach dem Ausschlüpfen der Fall —, so beginnt sogleich die Nahrungsaufnahme. Bei Lupenbeobachtung kann man dann sehen, wie die Tiere ihre Beute, einen Nauplius u. dgl., auf Abstand visieren und mit einer schnellenden Bewegung zu erhaschen suchen. Man wird sich in diesem Falle des Eindruckes nicht erwehren können, daß die Fische schon sehtüchtig sind. Zu dieser Zeit aber ist der Jugendfarbwechsel noch gänzlich ungetrübt. Erst die Untersuchung eines 10 Tage nach dem Ausschlüpfen fixierten Materials deckte die ersten Anzeichen einer Änderung in der Reaktionsfähigkeit der Melanophoren auf.

2. V. 1930, 21h, in vollständiger Dunkelheit fixiert.

	I	II	III	IV	V	VI	VII
Ventrale Pigmentlinie . .	1—2	2	2	1—2	2		1—2
Darm	2	3	3	3	2—3	2—3	2—3
Pericoelomatisches Pigment	2—3	3	3	3	3	2—3	2—3
Hautpigment . .	1—2	1—2	2	2	2	2	2

	VIII	IX	X	XI	XII	XIII
Ventrale Pigmentlinie. . . .	2—3	1	2	2	2	2
Darm	2—3	2	2—3	3	2	2—3
Pericoelomatisches Pigment	2—3	2—3	3	3	3	3
Hautpigment . . .	2	1	2—3	2—3	1—2	2—3

Die Pigmentzellen gehen in der Dunkelheit nicht mehr so weit zurück, wie sie dies bei jüngeren Fischen zu tun pflegen. Besonders ist diese Hemmung bei den Darmchromatophoren und den über der Schwimmblase angereicherten Farbzellen zu verzeichnen, die bei Verdunklung bereits träge reagieren, wenn sie auch immer noch im Licht deutliche Expansion erkennen lassen. Von diesem Entwicklungsstadium an verliert der Jugendfarbwechsel der Barsche immer mehr an Intensität. Spurenweise erhält er sich hingegen noch längere Zeit; in dem Stadium der Schuppenbildung aber sind über hellem Untergrund auch die letzten Spuren der Lichtexpansion geschwunden und die Barsche, die jetzt auch schon äußerlich das Aussehen der Erwachsenen haben, sind in ihrem Farbwechsel diesen gänzlich gleich geworden.

Die Helligkeit des Untergrundes hat keinen Einfluß auf den Farbwechsel der Jungbarsche. Es ist ganz gleichgültig, ob man die Fische in einer mit schwarzem oder mit weißem Papier ausgekleideten Schale dem Sonnenlicht aussetzt. Immer zeigen sie im Licht Expansion, und zwar auch dann, wenn man dieses von unten ein-

fallen läßt, beispielsweise bei der Beobachtung unter dem Mikroskop. Erwachsene Fische werden unter solchen Umständen ganz hell. Ein Beweis dafür, daß der Jugendfarbwechsel der Barsche wie der der *Amblystoma*-Larven von der Bodenfarbe unabhängig und nur von der herrschenden Lichtintensität bestimmt wird.

b) Versuche an *Salmo salvelinus.*

Die Versuche an den Saiblingen wurden, um sie mit den an Barschen gewonnenen Ergebnissen vergleichen zu können, in derselben Weise aufgestellt, wie bei letzteren beschrieben. Die Saiblingembryonen sind aber, im Gegensatz zu den Barschen, in der Eihülle belassen worden, da das Herauslösen infolge des besonders bei den jüngeren Larven sehr stark turgeszenten Dottersackes nur schwierig ohne Verletzung durchzuführen ist, und die Tiere auf diesen Eingriff in der Regel mit einer raschen Pigmentkontraktion antworten, die, obwohl sie nach einigen Minuten wieder zurückgeht, doch der Sicherheit des Ergebnisses halber vermieden werden muß.

19. XII. 1930.

Es wurden 8 Fische (10 Tage vor dem Ausschlüpfen) dem direkten Sonnenlicht auf 15 Minuten exponiert. Nach der Bestrahlung wurden 4 fixiert, der Rest 10 Minuten lang verdunkelt und dann fixiert (Taf. III, Abb. 5 u. 6).

	I.	II.	III.	IV.
Direkte Sonne:				
Kopf.	4	3—4	4	4
Haut. .	4	4	4	4
Rückenmark .	4	4	4	4
Schwanz .	4	3—4	4	4
Verdunkelt:				
Kopf. . .	3—4	3—4	3—4	3—4
Haut. . . .	3	3	3	2—3
Rückenmark. .	3	4	4	3
Schwanz . .	2	3	2—3	2

6 Embryonen von dem gleichen Material wurden im Brutraum um 18h 30m bei vollständiger Dunkelheit fixiert.

	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.
Kopf . .	2	2	1	1—2	1	1—2
Haut	1—3	1—2	1—2	1—3	1—2	1—3
Rückenmark. . .	1	1	1—2	1—2	1	1—2
Schwanz . .	1	—	1	1	—	1—2

Wir finden auch bei dieser Art eine starke Verdunklung der Larven im Sonnenlicht und ein starkes Ausblassen am Abend. Die Saiblinge zeigen diesen Farbwechsel wohl sehr deutlich, doch längst nicht so extrem ausgeprägt wie die Barsche. Eine Verdunklung von 10 Minuten bringt bereits ein deutliches Abblassen zuwege, um aber eine nahezu vollständige Kontraktion der Melanophoren zu erzielen, ist eine Verdunklung von mindestens einer Stunde notwendig. Ich habe über 50 Saiblingembryonen auf den Farbwechsel hin untersucht und konnte ohne Ausnahme die Beteiligung an dem inversen Farbwechsel feststellen. Die Saiblinge zeigen so wie die Barsche eine starke Expansion der Farbzellen im direkten Sonnenlicht, einen mittleren Zustand bei diffusem Tageslicht und starke Ballung bei Nacht. Selbstverständlich wirkt statt Sonnenlicht jede intensive künstliche Lichtquelle ebenso. Ich verwendete die Mikroskopierlampe von Leitz unter Vorschaltung eines mit Wasser gefüllten Kolbens. Mit dieser Lichtquelle konnte ich die Expansion der Farbzellen vorher verdunkelter Saiblinge sowohl bei Tag wie bei Nacht erreichen. Der Farbwechsel ist nur vom Licht abhängig. Es ist also auch bei diesem Fisch keine rhythmische Erscheinung festzustellen, die im Stoffwechsel verankert wäre, wie solches beim Farbwechsel der Krebse beschrieben wurde.[1]

Die Färbung des Jungsaiblings ist wie beim Barschembryo von der Bodenfarbe unabhängig, wie folgender Vergleich mit *Phoxinus* beweist:

21. XII. 1930, $10^{h}\,30^{m}$ bis 11^{h}.

Von vier gleich großen Glasschalen wurden zwei an ihrer unteren Hälfte mit weißem, zwei mit schwarzem, mattem Papier ausgekleidet. Hierauf wurde eine weiße und schwarze Schale mit je fünf *Phoxinus*, die anderen beiden Schalen mit je fünf Saiblingembryonen besetzt und alle Schalen im Freien in der Sonne aufgestellt. Nach Verlauf einer halben Stunde wurden die Saiblinge fixiert. Die Temperatur war fallend und betrug am Ende des Versuches +0·5° C (zu Beginn +7°).

Ergebnis:

Weißer Untergrund:

Salmo salvelinus: Sämtliche Melanophoren zeigen maximale Expansion.

Phoxinus: Sehr aufgehellt. Die Rückenzeichnung blaß auf hellem Grund.

Schwarzer Untergrund:

Salmo salvelinus: Sämtliche Melanophoren maximal expandiert.

Phoxinus: Sehr dunkel. Die Rückenzeichnung tiefschwarz auf dunklem Grunde.

Die Lichtexpansion bleibt beim Saibling 2 bis 3 Wochen nach der Entwicklung des ersten Pigmentes erhalten, erlischt aber auf

---

[1] E. W. Gamble and F. W. Keeble: Quarterly Journ. of mikrosc. Sc. Vol. *43*, 1900.
Dieselben: Proc. of the Royal Soc. of London, Ser. B, Vol. *65*, 1900.
Dieselben: Philos. Transact. of the Royal Soc. of London, Ser. B, Vol. *196*, 1904.

einem früheren Entwicklungsstadium als beim Barsch. Anfänglich sind es einzelne größere, auch in ihrer Form schon weiter entwickelte Melanophoren, welche sich an der Reaktion nicht mehr beteiligen. Diese Chromatophoren bleiben aber für Reize, die rein nervösen Ursprungs sind — Erregung nach einer Verletzung —, empfindlich; sie zeigen dann starke Kontraktion. Es ist also keineswegs mangelnde Reaktionsfähigkeit dieser Zellen, die sie von der Beteiligung am Farbwechsel ausschließt. Man hat so den Eindruck, als ob sie nur unter der Herrschaft des Nervensystems ständen und sich an den Reaktionen der anderen, auch gestaltlich noch weniger weit differenzierten Farbzellen nicht beteiligen könnten. Der Zeitpunkt dieser Umbildung liegt kurz vor dem Verlassen der Eihüllen. Schon ausgeschlüpfte Saiblinge zeigen in der Regel in ihrem ganzen Farbkleide keinen deutlichen inversen Lichtfarbwechsel mehr, nur an wenigen Exemplaren war er noch eben erkennbar. Spurenweise bleibt aber ein solcher noch weiter erhalten. Ein Versuch, zu dem ich ganz junge Embryonen, die erst zwei Drittel ihres Körpers pigmentiert hatten, und eben ausgeschlüpfte Saiblinge verwendete, zeigt diese Verhältnisse besonders deutlich.

5. I. 1931. Um $19^{h}\,30^{m}$ wurden drei junge und drei ältere Saiblinge 1 Stunde lang mit der Leitzlampe bestrahlt, dann fixiert. Um $20^{h}\,30^{m}$ wurden drei junge und drei ältere Saiblinge im dunklen Brutraum ohne vorhergehende Belichtung fixiert.

Belichtet:

Kopf . .	4	3	2—3	4	4	4
Haut	4	2—3	2—3	4	4	4
Rückenmark . .	4	3	1—2	—	—	—
Schwanz	4	3	1—2	—	—	—
	ausgeschlüpfte	Saiblinge		Embryonen		

Dunkel:

Kopf	2—3	2—3	2—3	1	1	1—2
Haut	1—3	3	3	1	1	1
Rückenmark . .	2	2	2—3	—	—	—
Schwanz	1—2	2	2	—	—	—
	ausgeschlüpfte	Saiblinge		Embryonen		

Vergleicht man den letzten Protokollauszug mit dem vom 19. XII. 1930, der an schon älteren Embryonen gewonnen wurde, so fällt das sichere Reagieren der ganz jungen Larven und das mit zunehmendem Alter allmähliche Undeutlichwerden der Reaktion ganz besonders auf. Am empfindlichsten ist der Expansionsrückgang bei Nacht. Ein nicht völliges Ausblassen der Larven am Abend ist immer das erste Zeichen des schwindenden Jugendfarbwechsels.

Die an Barschen und Saiblingen gewonnenen Ergebnisse zusammenfassend, können wir also sagen:

Bei den Fischen kommt wie bei den Amphibien ein Jugendfarbwechsel vor, der von der Bodenfarbe unabhängig ist und nur durch die Lichtintensität bestimmt wird.

Einer kurzen Besprechung bedarf noch der auffallende Unterschied, der zwischen Barsch und Saibling in der Dauer der inversen Lichtreaktion besteht. Beim Barsch findet sich die Erscheinung in voller Deutlichkeit 2 Wochen vor, während sie beim Saibling gegen 3 Wochen zu beobachten war. Ganz verschieden ist aber der äußerliche Entwicklungszustand der Fische zur Zeit, in welcher das Auge den Lichtfarbwechsel zu hemmen beginnt. Der Barsch hat schon vor mehreren Tagen den Dottersack verloren und geht seiner Planktonnahrung nach, während der Saibling, noch in der Eihaut eingeschlossen, die Reaktion zu verlieren beginnt. Offensichtlich sind diese Unterschiede eine Folge der verschiedenen Laichzeit der Salmoniden und Perciden. Die im Winter bei tiefer Temperatur laichenden Salmoniden sind durch große, äußerst dotterreiche Eier ausgezeichnet und ihre Embryonalentwicklung dauert mehrere Wochen. Die Perciden laichen im Frühling, haben dementsprechend dotterärmere Eier und eine Embryonalzeit von nur 2 Wochen. Verschieden ist aber auch das Entwicklungsstadium, welches die Fische zur Zeit des Ausschlüpfens und der Dottersackresorption aufweisen. Rein äußerlich kann man das schon daran erkennen, daß Dottersackforellen schon die unpaaren Flossen zeigen, während die Barsche noch lange nach dem Verlust ihres Dottersackes nur mit dem embryonalen Flossensaum ausgestattet sind. Der Zeitpunkt des Ausschlüpfens und des Verlustes des Dotters ist bei den Fischen eben physiologisch und ökologisch bestimmt und ist als Markstein für einen Altersvergleich mit einer anderen Art nicht verwendbar. So ist es verständlich, daß die Barsche ihren Farbwechsel absolut genommen kürzer, relativ aber länger zeigen als die Saiblinge. Der Farbwechsel ist also von der durch das Ausschlüpfen und die Dottersackresorption eingeleiteten Änderung der Lebensweise unabhängig und geht der sonstigen anatomisch-morphologischen Entwicklung parallel.

B. Versuche zur Erklärung des Farbwechsels.

Babák ist der Ansicht, daß das Licht die Melanophoren entweder direkt oder durch Vermittlung eines Hautlichtsinns erregt; denn die Blendung übt bei jungen Larven keinen Einfluß auf den Farbwechsel aus. Erst später, wenn die Farbzellen der *Amblystoma*-Larven unter den Einfluß der Augen gelangen, bewirkt eine Blendung das Wiederauftreten des primären, larvalen Verhaltens der Farbzellen. Die Erscheinungen erinnern sehr an die Ergebnisse der Untersuchungen v. Frisch's über den Farbwechsel geblendeter Fische, die eingangs referiert wurden. Fuchs weist, sich auf die Arbeiten v. Frisch's berufend, die Einstellung Babák's zu der Frage zurück und versucht auf komplizierte Art, mit der Annahme eines schon früh funktionierenden Parietalorganes das Verhalten der jüngsten Axolotl-Larven zu erklären. Da aber eine den Verhältnissen bei *Phoxinus* vergleichbare Funktion des Zwischenhirns bei den Amphibien bis heute noch nicht nachgewiesen wurde und die Ansicht

von Fuchs eine bloße Vermutung ist, so bleibt doch die Erklärung von Babák die wahrscheinlichste, zumal da man eine direkte Reizwirkung des Lichtes auf die Chromatophoren der Frösche seit Steinach kennt.

Daß es prinzipiell möglich ist, auch Fischmelanophoren durch Licht direkt zu erregen, beweisen die Untersuchungen v. Frisch's an *Crenilabrus.* Dieser Fisch zeigt im Dunkeln Aufhellung, im Licht Verdunklung auch im normalen Zustand. Nach der Blendung wird die Erscheinung noch deutlicher. Der Autor konnte nun zeigen, daß eine intensiv beleuchtete Hautstelle sich scharf umschrieben als tiefdunkler Fleck von der Umgebung abhebt, somit eine rein lokale Reaktion vorliegt. Da ja freie Nervenendigungen durch sichtbares Licht nicht erregt werden, so ist die direkte Lichtreaktion hiemit erwiesen. Da es unter diesen Umständen sehr naheliegend ist, auch bei den Jungfischen die Beteiligung einer direkten Lichtreaktion anzunehmen, so habe ich in dieser Richtung experimentiert und glaube, daß es mir gelungen ist, wenigstens in einem Falle eine solche nachzuweisen.

Die Melanophoren der Barschlarven sind außerordentlich empfindlich gegen Belichtung, besonders wenn man die Fische vorher einige Stunden im Dunkeln gehalten hat, wo sie ihr Pigment total kontrahieren. Unter diesen Umständen genügt schon das Licht einer 15-Wattlampe in einem Abstand von 40 *cm* vom Mikroskop, um bei Benutzung des Planspiegels eine deutliche Expansion hervorzurufen. Freilich sind nicht alle Individuen gleich empfindlich. Von besonderer Bedeutung für die Intensität der Reaktion ist die Lichtstärke, der der Barsch vor dem Experiment ausgesetzt war. So kontrahieren sich die Melanophoren nach Einwirkung direkten Sonnenlichtes bei hellem Tageslicht sehr stark, während vorher in der Dunkelkammer gehaltene Fische darin eine mäßige Expansion zeigen. Es findet erst nach einiger Zeit ein allmählicher Ausgleich statt.

Wenn man eine Untersuchung über die direkte Lichtwirkung angeht, so ist es ganz besonders wichtig, mit einem Spektrum zu arbeiten, welches frei von Ultraviolett und Ultrarot ist, also nur sichtbares Licht enthält. Die Lichtquelle, die mir für diese Untersuchung znr Verfügung stand, war die Reichert-Mikroprojektionslampe. Die starke Wärmestrahlung wurde durch Vorschalten einer 2·5 *cm* weiten, mit Wasser oder schwacher $CuSO_4$-Lösung gefüllten Küvette ausgeschaltet. Ultraviolett kam nicht in Betracht, da das Licht zwei Kondensoren mit Glaslinsen passieren mußte.[1] Die Barsche wurden im hohlgeschliffenen Objektträger ohne Deckglas beobachtet. Mittels eines Thermoelementes (Kupfer-Konstantan), dessen eine Lötstelle sich in dem Wassertropfen neben dem Barsche befand, konnte die bei der Belichtung erzeugte Temperaturerhöhung

[1] Das Licht der Quarzquecksilberlampe bringt die Melanophoren von Saiblingembryonen, die aus den Eihüllen präpariert und bis zur Pigmentkontraktion verdunkelt wurden, wie Experimente zeigten, zur Expansion. U-violetthältiges Licht läßt auch in tötlichenMengen angewendet in seiner Wirkung auf die Farbzelle dem sichtbaren Spektrum gegenüber keine Unterschiede erkennen.

gemessen werden. Die beigegebene Kurve zeigt den Durchschnittswert, der in den einzelnen Fällen nur ganz unbedeutend verlassen wurde[1] (Fig. 4).

Bei Belichtung mit der Lampe tritt beim Barsch schon nach wenigen Sekunden deutliche zentrifugale Körnchenströmung auf, nach $^1/_2$ Minute ist bereits Expansion festzustellen, welche nach wenigen Minuten maximal wird (Taf. IV, Abb. 7, 8).

Da es nun sehr interessant wäre, feststellen zu können, ob hier eine lokale Lichtwirkung vorliegt, so versuchte ich mit ganz zugezogener Blende ein dünnes Lichtbündel herzustellen, welches nur einen kleinen Körperabschnitt beleuchten sollte. Auf diese Weise konnte beispielsweise nach Belichtung und folgender Pigmentexpansion der vorderen Körperhälfte bei Verschieben des Präparates noch

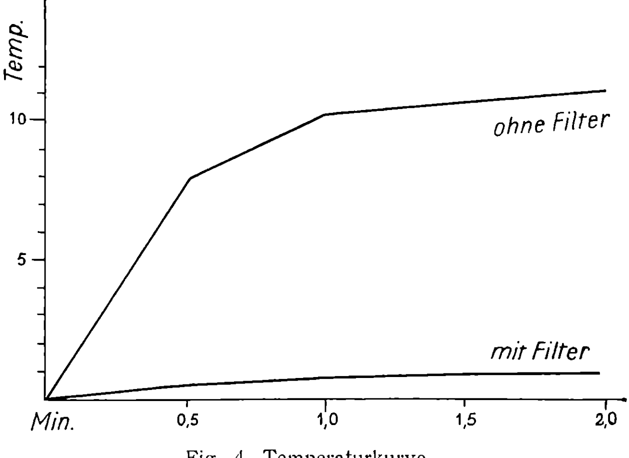


Fig. 4. Temperaturkurve.

eine nachträgliche stärkere Expansion des Schwanzpigmentes beobachtet werden. Doch sind derartige Versuche nicht eindeutig, da infolge der geringen Größe der Tiere eine Verteilung des Lichtes im Gewebe stattfindet, so daß man immer schon etwas expandierte Chromatophoren auf der beschatteten Seite vorfindet und auf relative Expansionsunterschiede infolge der Schwierigkeit ihrer Beurteilung kein großer Wert gelegt werden kann. Ich versuchte nun auf einem anderen Wege die direkte Lichtreaktion zu beweisen und studierte die Lichtreaktion dekapitierter Fische. Hier waren beide in Betracht kommende Rezeptionsorgane, Augen und Parietalorgan, entfernt. Die dekapitierten Barsche wurden in physiologischer NaCl-Lösung gehalten, wo sie über eine Stunde am Leben blieben. Die Reaktions-

[1] Von der Lichtintensität, die ich nicht messen konnte, kann die Angabe eine Vorstellung bilden, daß ich zur ausreichenden Belichtung von Mikrophotos mit der Lampe $^1/_{25}$ Sekunde, unter Verwendung von direktem Sonnenlicht unter sonst gleichen Umständen $^1/_{100}$ Sekunde brauchte.

fähigkeit der Farbzellen sank nach der Operation. Geköpfte, vorher gut reagierende Barsche zeigten auch nach dem Eingriff deutliche, wenn auch nicht so extreme Expansion im Licht, bei nachfolgender Verdunklung trat eine neuerliche Kontraktion ein. Bei einigen Fischen konnte ich diesen Versuch mehrmals wiederholen; die Zellen gingen nach der Verdunklung immer weniger weit zurück. Immerhin konnte ich in einem Fall die Schwarzzellen viermal hintereinander veranlassen, Expansions- und Kontraktionsbewegungen durchzuführen. In den meisten Fällen aber war ein gutes Ergebnis nur einmal zu erzielen und nur in seltenen Fällen blieb es aus mir unerklärlichen Gründen überhaupt aus. Ich glaube, die Versuche zeigen wenigstens soviel, daß eine Beteiligung der direkten Lichtwirkung am Jugendfarbwechsel des Barsches zumindest als wahrscheinlich zu betrachten ist. Die Cyprinidenlarven, die auch normal den Farbwechsel nicht besonders deutlich zeigten, erwiesen sich dekapitiert untersucht als etwas launisch, gaben aber mitunter gut erkennbare Reaktionen. Die Saiblinge aber zeigen, sobald man irgendeine Operation an ihnen vornahm, den Farbwechsel nicht mehr, so wie auch v. Frisch bei Belichtungsversuchen an geblendeten Dottersackforellen keinen Erfolg hatte. Ich habe bei Salmoniden Augenextirpation, Dekapitation und Abschnüren des Kopfes mit einem Haar versucht, um eine Wirkung des Auges und des Gehirns auszuschließen. Nach Ausführung einer Operation trat jedesmal erst rasche Kontraktion sämtlicher Melanophoren ein, der später eine Expansion folgte, die erst beim Tode des Tieres eine neuerliche Kontraktion ablöste. In der Dunkelheit trat keine deutliche Kontraktion der Farbzellen ein, so daß Belichtungsversuche kein Ergebnis abgeben konnten. Die Melanophoren waren durch die Tonusveränderung nach der Operation so sehr in ihrem Gleichgewicht gestört, daß offensichtlich ein so geringer Reiz, wie ihn die Dunkelheit vorstellt, nicht mehr wirken konnte.

Im allgemeinen zeigt also die inverse Lichtreaktion der Jungfische viele Parallelen zu der erwachsener Fische. Bei einer Art ist deutliche direkte Lichtwirkung vorhanden, bei den meisten aber nicht nachzuweisen. Um eine allen Verhältnissen gerecht werdende Erklärung zu finden, müßte doch erst die interessante inverse Lichtreaktion der erwachsenen Fische besser bekannt sein, zumal sich mit diesen großen Objekten leichter experimentell arbeiten läßt. Das Zwischenhirn als Rezeptionsort des Lichtreizes ist verläufig bloß bei *Phoxinus* studiert worden (v. Frisch, Scharrer) und auch da ist die Frage, ob die Chromatophoren von diesem Ort aus auf hormonalem und nervösem oder nur einem dieser beiden Wege erregt werden, noch als offen zu betrachten. In dieser Frage sind einerseits die Untersuchungen Scharrer's über die inkretorische Funktion des Zwischenhirns, anderseits der Nachweis der parasympathischen Innervation der Melanophoren durch Giersberg von Bedeutung. Nach der Annahme dieses Autors ziehen vom »Hemmungszentrum« im Zwischenhirn dilatorisch wirkende Fasern durch Medulla

und Rückenmark in den Sympathicus, vermutlich auf dem gleichen Wege wie die kontrahierenden koloratorischen Fasern, um die einzelnen Farbzellen zu innervieren. Nach Feststellung einer antagonistischen Innervation suchte der Autor auch nach einem hormonalen Antagonisten zu dem schon länger bekannten, die Farbzellen expandierenden Infundin, welcher im Gegensatz zu Adrenalin auch nicht innervierte Chromatophoren beeinflussen könnte. Er fand eine kontrahierende Wirkung von Epiphysenextrakten. Inwieweit sich aber dieser Befund für den Farbwechsel geblendeter Fische verwenden läßt, ist künftigen Untersuchungen vorbehalten.

Auf die Jungfische lassen sich die meisten dieser an erwachsenen Tieren ausgeführten Arbeiten von vornherein schwer anwenden, da sie eine Innervation der Melanophoren voraussetzen, wie sie für erwachsene Fische feststeht, für die ersten Entwicklungsstadien aber noch nicht bewiesen ist. Die Innervation der jüngsten Chromatophoren ist nicht als selbstverständlich anzusehen, da, wie mehrere Autoren (Abolin, Giersberg) gezeigt haben, auch beim erwachsenen Fisch Melanophoren vorkommen, welche auf Reize, die das Vorhandensein von Nervenendigungen voraussetzen, nicht reagieren. Es wäre also immerhin möglich, daß die Chromatophoren nicht innerviert angelegt werden und erst spätere Entwicklungsstadien die normalen, durch das Nervensystem vermittelten Reaktionen zeigen. Um dies klarzustellen, wurden beide möglichen Untersuchungswege versucht, einerseits die Beobachtung des Erfolges elektrischer und chemischer Reizung, anderseits die histologische Darstellung der Nervenfasern. Von den für Pigmentzellen wirksamen Chemikalien wurden solche Substanzen angewendet, deren Wirkung und Angriffspunkt gut bekannt ist. Zu den beststudierten Substanzen gehört das Adrenalin, dessen Wirkung in einer Erregung der intracellularen Nervenendigungen beruht. Alle innervierten Melanophoren werden nach einer Adrenalinbehandlung sehr stark geballt, eben durch das Vorhandensein der kontrahierenden Sympathicusfasern, während die nicht innervierten Pigmentzellen unbeeinflußt bleiben, mitunter expandiert werden, wohl infolge einer geringen Reizwirkung des Stoffes auf das Plasma. Maximale Kontraktion findet sowohl bei der Injektion in die Blutbahn als auch bei Einlegen von Hautstücken in eine Adrenalinlösung statt. Durch letzteres ist das periphere Angreifen des Stoffes bewiesen.

Für meine Versuche verwendete ich das Suprarenin syntheticum der Höchster Farbwerke.

Als Untersuchungsobjekt wurden ausschließlich *Salmo salvelinus*-Embryonen in mehreren Altersstufen verwendet. Die Versuche habe ich in verschiedener Weise ausgeführt. Teils wurden aus den Eihüllen unverletzt herauspräparierte Embryonen in wässeriger Adrenalinlösung gehalten, teils mit streng isotonischer NaCl-Adrenalinlösung Injektionen in den Dottersack verabreicht, teils Schnittstücke in letztgenannter Lösung gehalten. Ein an dem von Abolin untersuchten *Phoxinus* durchgeführter Probeversuch verlief wie vom

Autor angegeben. Über die Experimente am Saiblingembryo informieren folgende Protokollauszüge:

21. XII. 1930.

3^h. Es wurde drei älteren Embryonen je eine Injektion isotonischer NaCl-Lösung in den Dottersack verabreicht. Ebenso drei Embryonen eine solche von isotonischer Adrenalinlösung 1 3000.

$3^h\ 15^m$. Alle Embryonen fixiert.

Ergebnis:

NaCl: Starke Expansion der Hautmelanophoren, mittlerer Zustand der perineuralen Melanophoren; starke Expansion der Kopfmelanophoren.

Adrenalin: Alle Melanophoren maximal kontrahiert.

22. XII. 1930.

$9^h\ 40^m$. Ein Embryo (älteres Stadium) wurde aus den Eihüllen präpariert und unverletzt in eine Adrenalinlösung 1 3000 gebracht.

$9^h\ 45^m$. Seine vorher expandierten Melanophoren kontrahieren sich innerhalb weniger Minuten. Blutkreislauf ungestört.

$10^h\ 40^m$. Maximale Kontraktion.

$11^h\ 55^m$. Weitaus die größte Zahl der Melanophoren ist geballt. Keine vollständige Ballung zeigen einige Schwarzwellen über dem Vorderhirn, vereinzelte über dem Mittelhirn, ganz vereinzelt und ohne Regelmäßigkeit über den Körper verstreute Melanophoren.

9. I. 1931.

Zwei ganz junge Embryonen (erst die Hälfte des Körpers pigmentiert) wurden aus den Eihüllen geschnitten und vom Dottersack abpräpariert, dann in isotonische NaCl-Lösung gebracht.

$6^h\ 49^m$	Beginn der Kontraktion	$6^h\ 35^m$	Beginn der Kontraktion
6 52	Maximum der Kontraktion		
7 04	Beginn der Expansion		
7 37	größtenteils expandiert		
7 47	alle expandiert		
	Adrenalin 1 3000 (isot.)		
7 55	starke Kontraktion	7 55	starke Expansion
8 12	maximale Kontraktion	7 59	Adrenalin 1 3000 (isot.)
		8 12	maximale Kontraktion.

Ebenso zwei weitere Embryonen:

$8^h\ 25^m$	Melanophoren kontrahiert	$8^h\ 25^m$	Melanophoren kontrahiert
8 38	deutliche Expansion	8 38	deutliche Expansion
8 45	maximale Expansion	8 45	mittlere Expansion
8 50	Adrenalin 1 3000 (isot.)		
8 52	deutliche Kontraktion		
8 55	maximale Ballung	8 55	maximale Expansion
		9 09	Adrenalin 1 3000 (isot.)
		9 12	deutliche Kontraktion
9 15	maximale Ballung	9 15	maximale Kontraktion.

Die Saiblingembryonen zeigen also schon gleich nach der ersten Pigmentausbildung eine deutliche Reaktion auf Adrenalin (Taf. V, Abb. 9, 10). Es ist ganz gleichgültig, wie man letzteres bietet. Am besten gelingt die Demonstration der Adrenalinwirkung

an Schnittstücken. Unverletzte Tiere sind von einem dicken Schleimmantel umgeben, der das Eindiffundieren des Suprarenins mitunter verhindert. Es kommt unter diesen Umständen vor, daß große Flächen des Tieres vollständig kontrahierte, kleine Teile aber stark expandierte Farbzellen aufweisen. Gründliches Abspülen der Fische macht die Permeabilitätsverhältnisse besser. Eine weitere Erscheinung muß, da in diesem Zusammenhang wichtig, hervorgehoben werden. Bringt man an den Embryonen irgendeine Verletzung an, so zeigen alle Melanophoren sogleich sehr rasche Kontraktion. Diese Erscheinung tritt auch nach Dekapitation auf, und zwar kontrahieren sich alle, auch die jüngsten Schwarzzellen der Tiere fast gleichzeitig. Die Reaktion ist wohl als brauchbares Anzeichen für die Innervation der Zellen anzuführen, da sie wahrscheinlich der Aufhellung erwachsener Fische auf Reizung entspricht. Im Verlauf einer halben Stunde findet dann allmählich eine Expansion statt, da die Erregung inzwischen abgeklungen ist. An der maximalen Expansion ist wohl auch das Na^{+} beteiligt. Es war wichtig, diese Erscheinungen zu berücksichtigen, weil dadurch eine Fehlerquelle für die Deutung der pharmakologischen Versuche gegeben war. Erst während der nach Ablauf der Erregung erfolgten Expansion wurden die Chemikalien geboten. In isotonischer NaCl-Lösung blieb die Expansion lange unverändert. Da es vielleicht interessant ist, festzustellen, bis zu welcher Minimalkonzentration man das Adrenalin bieten kann, um noch eine maximale Kontraktion zu erzielen, stellte ich auch in dieser Richtung Versuche an.

7. I. 1931.

Ein junger Embryo (das Lateralpigment endet hinter dem Anus) wurde vom Dottersack abpräpariert und in isotonische NaCl-Lösung gebracht.

6^{h}	30^{m}.	Die Melanophoren befinden sich im Ballungsstadium.
6	35	Ballung vollständig.
6	40	Beginn der Expansion.
7	02	Zum Großteil expandiert.
7	10	Alle expandiert.
7	15	Adrenalin 1 10.000.
7	18	Rasche Kontraktion einzelner Zellen.
7	30	Große Teile des Körpers zeigen nur mehr geballtes Pigment. (Die einzelnen Melanophoren ballen sich in zirka 10 Minuten maximal.)
	40	Die meisten, und zwar auch die jüngsten, sind geballt.
	50	Alle Melanophoren geballt. (Das Tier bewegt sich noch.)

8. I. 1931.

Ein Embryo vom gleichen Alter wurde wie vorher behandelt.

10^{h}	55^{m}.	Expansion.
10	57	Kontraktionserscheinungen.
11	03	Maximale Kontraktion.
11	25	Alle Zellen expandiert.
11	26	Adrenalin 1 100.000.
11	50	Deutliche Kontraktion, aber keine maximale.
11	55	Adrenalin 1 3000.
12		Maximale Kontraktion. (Der Blutkreislauf noch langsam im Gang.)

Eine Adrenalinkonzentration von 1 100.000 bedeutet in den meisten Fällen die Grenze, bei welcher unter angeführten Umständen in kurzer Zeit eine maximale Pigmentkontraktion eintritt. Deutliche bis eben erkennbare Reaktion ist noch mit Lösungen 1 1,000.000 zu erzielen.

Die vorgeführten Experimente beweisen also, daß man schon bei der in Ausbildung begriffenen Schwarzwelle eine sympathische Innervation anzunehmen hat. Das Vorhandensein von nicht innervierten Pigmentzellen, wie sie sich bei den erwachsenen Fischen im Innern des Körpers und an den Flossenwänden vorfinden, stellt jedenfalls einen sekundären Zustand vor, der erst im späteren Alter auftritt.

Im Anschluß an die Untersuchungen interessierte es mich auch, die an der Pfrille von Giersberg nachgewiesene parasympathische Innervation bei den Saiblingembryonen zu suchen. Vorher aber möchte ich noch von Versuchen berichten, die die sogenannte Adrenalinumkehr betreffen, welche ich vor allem zur Sicherung der normalen Adrenalinwirkung unternommen hatte. Spaeth und Barbour[1] haben gezeigt, daß abgetrennte Haut von *Fundulus heteroclitus* nach einer Vorbehandlung mit Ergotamin eine inverse Adrenalinwirkung, also Expansion der Farbzellen zeigt. Die Reaktion ist eine Analogie zu der bekannten Beobachtung von Dale,[2] daß nach Injektion von Ergotoxin eine Reizung der sympathischen Vasokonstriktoren eine Gefäßerweiterung bewirkt. Eine Adrenalininjektion kann die Reizung des Sympathicus ersetzen. Bei der Pigmentzelle bewirkt Ergotamin anfangs durch Tonusverminderung Expansion, bald darauf aber eine Kontraktion infolge einer direkten Wirkung auf das Plasma. Die darauffolgende expandierende Wirkung eines Adrenalinzusatzes auf Grund einer Parasympathicusreizung erklären zu wollen, ist infolge der geteilten Meinung der Pharmakologen nicht möglich. Da es für meine Untersuchungen in erster Linie darauf ankam, möglicherweise vorhandene Reaktionsunterschiede der jungen Pigmentzellen gegenüber den erwachsenen zu erkennen, so genügte es mir, nur über das Vorhandensein und Fehlen der »Adrenalinumkehr« zu urteilen. Folgende Protokollauszüge zeigen das Ergebnis:

22. XII. 1930.

Ein vom Dottersack abpräparierter Embryo wurde in drei Teile zerschnitten, die Teilstücke in isotonische NaCl-Lösung gebracht. Untersucht wurde das mittlere Körper- und Schwanzstück:

Mittelstück:		Schwanzstück:	
11h 30m	starke Kontraktion	11h 30m	starke Kontraktion
11 41	Beginn der Expansion	11 50	Expansion. — Auftropfen von Ergotamin [0·050/0] (Gynergen, Sandoz)
11 46	starke Expansion		
11 47	Adrenalinzusatz 1 3000		

1 Spaeth und Barbour G. H.: J. Pharmacol. *9*, 1917.
2 Dale, Journ. of Physiol. *34*, 1906.

Mittelstück:		Schwanzstück:	
$11^h\ 51^m$	sehr deutliche Kontraktion der Hautmelanophoren. Die inneren noch expandiert	12^h	Die Hautmelanophoren teilweise geballt
12	alle Melanophoren geballt	12 10^m	Haut- und Schwanzmelanophoren vollständig kontrahiert; die inneren Farbzellen expandiert. Adrenalin 1 3000; sofortige Expansion
12 15		12 15	die von Ergotamin geballten Melanophoren expandiert; alle übrigen kontrahiert.

1. I. 1931.

Ein ganz junger, erst wenige Tage pigmentierter Embryo wurde vom Dottersack abpräpariert und die Expansion der Melanophoren abgewartet.

3^h	45^m	Ergotamin (0·05 %)
3	50	Einsetzen der Kontraktion
4	07	maximale Ballung der Hautmelanophoren
		Adrenalin 1 3000. Noch in derselben Minute setzt die Expansion ein
4	10	starke Expansion, welche aber keine maximale wird;

ebenso

4^h	25^m	Ergotamin
4	30	deutliche Kontraktion
4	45	maximale Kontraktion
4	50	Adrenalin 1 3000
4	55	starke Expansion
5	10	deutlicher Expansionsrückgang.

Wie die Versuche eindeutig zeigen, bewirkt das Ergotamin eine starke Kontraktion der Melanophoren. Auf einen Adrenalinzusatz findet auch bei den Jungfischen sehr rasch Expansion statt, die aber, wie das letzte Beispiel zeigt, von nicht langer Dauer zu sein braucht und durch eine neuerliche Kontraktion abgelöst wird (Taf. VI, Abb. 11 und 12, Taf. VII, Abb. 13, 14). Es ist zwischen jungen und älteren Embryonen kein Unterschied in der Reaktionsweise vorhanden.

Das Cholin übt auf den Parasympathicus eine ähnliche Wirkung aus wie das Adrenalin auf den Sympathicus. Die Pfrille zeigt, wie Giersberg beschreibt, nach Einwirkung dieses Stoffes eine sehr starke Verdunklung. Der Autor hält diese Wirkung für ein Anzeichen einer parasympathischen Innervation. Die Pfrillen, die ich mit 0·1 cm^3 einer 0·1prozentigen Lösung von Acetylcholinchlorid — zur Kontrolle der Wirkung dieses Präparates — injizierte, zeigten neben maximaler Melanophorendilatation auch eine von Giersberg nicht erwähnte, starke Expansion der der Ansicht des Autors nach nicht innervierten Erytrophoren, so daß neben der parasympathicuserregenden Wirkung auch eine starke direkte, auf eine Expansion hinauskommende Reizung der Farbzelle besteht und dadurch die mangelnde Beweiskraft dieser Reaktion für die Deutung einer parasympathischen Innervation (wie auch Giersberg betont) klar zutage

tritt. Der Autor konnte weiterhin zeigen, daß Pfrillen nach Ausschaltung des Sympathicus durch Ergotamin und nach folgender Acetylcholininjektion keine Verdunklung aufweisen, nach elektrischer Reizung der Medulla, des Sympathicus oder der Haut aber eine deutliche Expansion der Melanophoren auftritt, die der Autor als den Beweis einer parasympathischen Innervation ansieht.

Experimente, die ich mit Jungfischen nach dieser Methode ausführte, ergaben, wie folgender Protokollauszug zeigt, die gleichen Resultate.

19. I. 1931.

Ein Embryo 8 Tage vor dem Ausschlüpfen wurde unverletzt aus der Hülle präpariert.

5^h		Ergotamin 0·05%, 1 3 verdünnt
5	30^m	starke Kontraktion, Acetylcholinchlorid 0·1%, 1 3 verdünnt
	45	elektrischer Reiz: Elektrode an die Medulla gesetzt
5	50	schwache Expansion, Ausschalten des Stromes
6		Kontraktion, neuerliche Reizung
6	10	schwache Expansion, die bei Ausschalten wieder zurückgeht. Eine neuerliche Reizung gibt keinen Erfolg mehr.

Da die elektrische Reizung der Medulla an einem normalen Jungfisch stets eine Kontraktion der Melanophoren zur Folge hat, so bewirkt die chemische Vorbehandlung tatsächlich eine Umkehr der normalen Reizwirkung und damit besteht auch für die Jungfische die Möglichkeit einer parasympathischen Innervation. Giersberg hält diesen Effekt infolge der besseren Lokalisationsfähigkeit des elektrischen Reizes für einen Beweis dilatorisch wirkender Fasern. Es ist natürlich schwer, über die Beweiskraft dieses Experimentes zu urteilen, bevor man nicht sicher weiß, ob durch die chemische Vorbehandlung nicht eine so starke Umstimmung des Protoplasmas der Farbzelle stattgefunden hat, daß es nicht auch möglich wäre, daß die vom chemisch veränderten Sympathicus erregte, durch Acetylcholin auch selbst vergiftete Zelle auf den elektrischen Reiz mit einer Expansion statt mit einer Kontraktion reagiert.

Um nun auf alle Fälle im Nachweis einer Innervation der jüngsten Melanophoren sicher zu gehen, versuchte ich, die Nervenendigungen histologisch darzustellen. Ich bediente mich mit bestem Erfolge der schon von Ballowitz für denselben Zweck verwendeten, von Ramón y Cajal modifizierten Golgimethode, mit welcher ich bei den jungen Saiblingen leicht Imprägnationen erzielen konnte. In den Präparaten kann man Beziehungen von Nervenfasern zu Pigmentzellen finden, die den bekannten, von Ballowitz gezeichneten Bildern sehr ähnlich sehen (Taf. VII, Abb. 13). Die Nervenfasern zeigen aber nicht so reiche Verzweigungen wie von dem Autor angegeben wurde. Ob dies für die embryonale Schwarzzelle charakteristisch ist oder nur auf einer unvollständigen Imprägnation beruht, wage ich nicht zu entscheiden. Es verdient noch hervorgehoben

zu werden, daß auch die in der Schwanzflosse sich entwickelnden Melanophoren reichlich mit Nerven versorgt werden.

Demnach besteht beim *Salmo salvelinus*-Embryo dieselbe Grundlage für einen Farbwechsel wie bei einem erwachsenen Fisch. Es ist damit auch die Möglichkeit gegeben, den inversen Farbwechsel blinder Fische als ein Rudiment des im Jungzustand herrschenden zu betrachten, dessen befriedigende Analyse freilich noch künftigen Untersuchungen vorbehalten sein muß.

4. Über die biologische Bedeutung des Farbwechsels.

Die weitgehende Übereinstimmung des Farbwechsels der Amphibienlarven mit dem der Fischembryonen läßt die Vermutung einer phylogenetisch ursprünglichen Regulation der Pigmentverlagerung zu, für welche die Expansion bei Belichtung charakteristisch ist. Schon Fuchs sprach die Meinung aus, daß die primären, physiologisch ursprünglichen Reaktionen, welche nicht durch spätere zentrale Vorgänge beeinflußt wurden, eine thermoregulatorische Funktion hätten.

Damit hat der Autor diesen Chromatophorenreaktionen auch schon eine bestimmte physiologische Bedeutung zugemessen. Aber die Berechtigung zu einer solchen Anschauung für die im Wasser lebenden Tiere ist nach den bisherigen Erfahrungen zumindest als sehr zweifelhaft anzusprechen. Doch erfordert der nicht geringe biologische Wert dieser Frage eine genauere experimentelle Untersuchung. Es soll daher im folgenden kurz auch auf dieses Problem eingegangen werden. So wie einerseits die biologische Bedeutung des von den Augen geleiteten und von der Bodenfärbung bestimmten Farbwechsels nicht geleugnet werden kann, da ein auf diese Weise der Helligkeit und dem Farbton des Milieus angepaßter Fisch selbst bei mäßiger Bewegung für das Auge des Räubers oder der Beute nur unterschwellige Reize setzt, so ist es anderseits auch wieder unmöglich, alle morphologischen und physiologischen Besonderheiten des Pigments nach dieser Richtung zu deuten. Die jedem Untersucher der Jungfische bekannten dichten Pigmentanhäufungen über dem Zentralnervensystem, den Verdauungsorganen und der Schwimmblase, die besonders bei den pelagisch lebenden, glashellen Larven mit geringem Hautpigment deutlich hervortreten, können doch nicht als eine Schutzfärbung aufgefaßt werden, da sie ja dem Feinde besonders auffallen, statt verborgen bleiben müssen. Wenn daher diesen Farbzellen überhaupt eine biologische Bedeutung zukommt, so ist eine solche auf einem ganz anderen Gebiete zu suchen.

Dem Pigment kommt die Eigenschaft zu, Licht zu absorbieren und in eine andere Energieform zu verwandeln. Diese umgewandelte Lichtenergie kann sich entweder in einem chemischen Prozeß äußern — wie der Sehpurpur und die letale Wirkung fluoreszierender Farbstoffe zeigen — oder sie tritt als Wärme auf. Das

Wärmeäquivalent der von der Pigmentzelle absorbierten Lichtmenge stellt für den Organismus eine verwertbare Energiequelle dar.

Wechselwarme, landbewohnende Tiere sind, wie die Untersuchungen P. Krüger's zeigen, tatsächlich imstande, bei Sonnenbestrahlung die Temperatur ihres Körpers um einen ganz erheblichen Betrag über die herrschende Lufttemperatur zu heben. Je langwelliger das Licht ist, desto höher ist sein Energieinhalt und dementsprechend höher ist seine Bedeutung für den Wärmehaushalt des poikilothermen Tieres. Es ist deshalb die Feststellung P. Krüger's besonders wichtig, daß das langwellige *U*-Rot dunkle, d. h. für sichtbares Licht undurchlässige Pigmentschichten zu durchdringen vermag und damit seine Wirkung auch in den tieferliegenden Organen entfalten kann, während in der Haut das kurzwellige Licht stark absorbiert und reflektiert wird und dann anderen Funktionen (Schutzfärbung) dienen kann. Es ist vielleicht nicht unangebracht, in diesem Zusammenhang auf den Farbwechsel mancher Wüsteneidechsen (*Uromastix*) hinzuweisen, welche bei Belichtung anfangs dunkler werden — dabei das Licht zum Großteil absorbieren —, bei einer Körpertemperatur über 41° wieder hell werden und dementsprechend viel Licht reflektieren. Es wird hier bei einem Poikilothermen in ganz ausgeprägter Weise der Farbwechsel zur Wärmeregulation verwendet.

Die Erfahrungen an Landtieren direkt auf Fische zu übertragen, verbieten vor allem zwei physikalische Besonderheiten des Mediums: einerseits seine hohe spezifische Wärme, anderseits die starke Absorptionsfähigkeit für langwellige Strahlen (Wasser absorbiert in einer Schichtdicke von 1 *cm* alle Strahlen jenseits 1·4 μ). Das Zusammenwirken dieser beiden Faktoren läßt schon in mäßiger Tiefe eine erhebliche Erwärmung der Fische bei Bestrahlung nicht erwarten. Da aber diesbezüglich meines Wissens noch keine Messungen vorliegen, so soll über einige Versuche berichtet werden.

Bei der Versuchsanordnung wurde besonders darauf geachtet, die Bestrahlung der Fische unter möglichst natürlichen Bedingungen vorzunehmen. Die Wassermenge mußte sehr groß genommen werden, damit die vom Fisch durch Leitung nach außen abgegebene Wärme keine meßbare Temperaturerhöhung des Wassers hervorrufen kann, da die Verhältnisse dadurch zu kompliziert würden. Die Versuche wurden deshalb in einem großen Freilandbecken durchgeführt. Die Temperaturmessung erfolgte thermoelektrisch, unter Verwendung eines Cu-Konstantanelementes (Durchmesser der Lötstelle 0·5 *mm*). Die Thermoströme wurden mit einem im Laboratorium aufgestellten Edelmann-Galvanometer (254 Ω innerer Widerstand) gemessen. Die Empfindlichkeit des Instrumentes war so hoch, daß noch Temperaturunterschiede der Lötstellen von 0·02° beobachtet werden konnten. Die Verbindung mit dem Betonbassin besorgten 2 *mm* dicke, wohlisolierte Kupferdrähte von je 10 *m* Länge. Die Lötstellen der Thermoelemente wurden sorgfältig durch Auftragen von Lack isoliert. Gemessen wurde die bei Bestrahlung zwischen den tiefer liegenden Geweben des Fisches und dem umgebenden Wasser auftretende

Temperaturdifferenz. Zur Untersuchung gelangten Cypriniden und Barsche mittlerer Größe, seltener Jungfische. Gemessen wurde zumeist die Temperatur des Gehirnes, da die Hirnhäute bekanntlich auffallend dicht pigmentiert sind und deren thermoregulatorische Bedeutung hiebei zutage treten mußte. Die Fische wurden durch einen

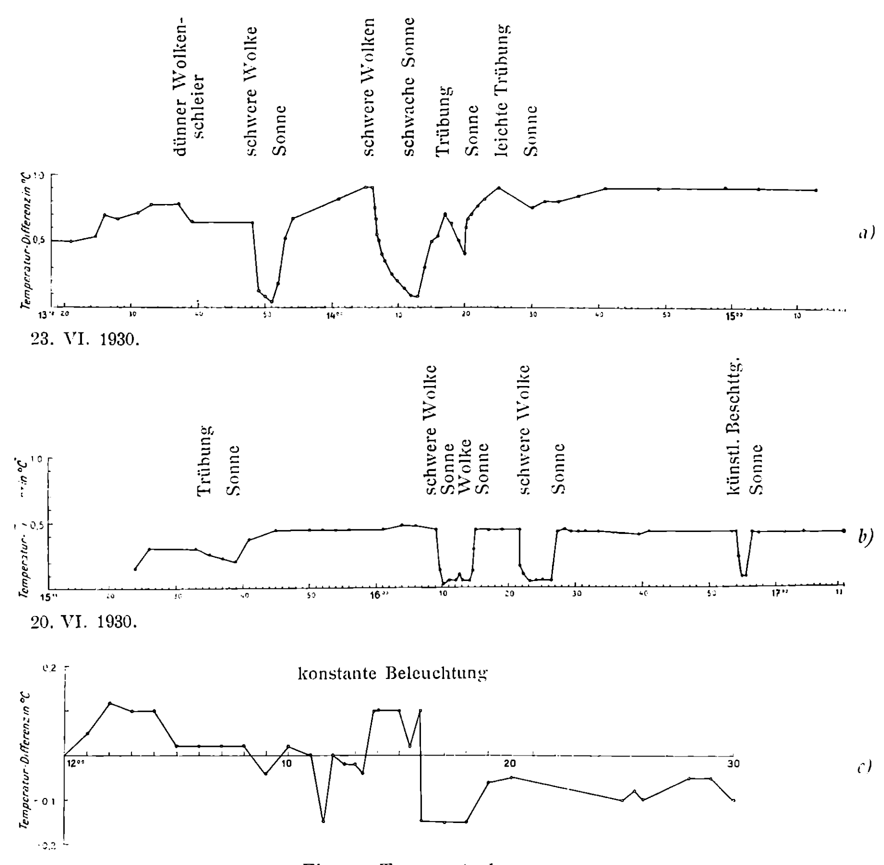


Fig. Temperaturkurven.

a) Squalius cephalus: Länge 18·5 *cm*. Der Kopf befindet sich $^1/_2$ *cm* unter der Wasseroberfläche. Temperatur des Gehirnes.

b) Leuciscus rutilus: Länge 13 *cm*. Der Kopf befindet sich 4·5 *cm* unter der Wasseroberfläche. Temperatur des Gehirnes.

c) Leuciscus sp.: Länge 1·5 *cm*. Das Tier befindet sich 4 *cm* unter der Wasseroberfläche. Temperatur der Leibeshöhle.

Stich in die Medulla oblongata unbeweglich gemacht und dann wurde eine Lötstelle des Thermoelementes durch ein feines vorgebohrtes Loch in das Tectum opticum gestochen. Der Fisch wurde darauf mit Drahtschlingen in der gewünschten Tiefe in Schwimmstellung befestigt. Die andere Lötstelle führte ich durch die zentrale Bohrung eines breiten Korkes, der dieselbe in einiger Entfernung

vom Versuchsfisch in gleicher Tiefe halten und vor direkten Sonnenstrahlen schützen sollte.

Wie es ja aus der starken Absorptionsfähigkeit des Wassers für Wärmestrahlen verständlich ist, bekommt man die höchsten Werte in ganz geringen Wassertiefen. Wie die beigelegten Kurven (Fig. 5) zeigen, konnte ich in einer Tiefe von $1/_2$ *cm* als Höchstbetrag eine Erwärmung des Gehirnes um 1° feststellen, in einer Tiefe von 4 *cm* nur mehr eine solche von $1/_2$° Messungen in größerer Tiefe ergaben ein weiteres Fallen des Wertes. Wie man aber sieht, ist diese geringe Temperaturdifferenz streng von der Intensität des Sonnenscheines abhängig und beweist die Eignung des Fischpigments zur Wärmebildung. Doch wird man einer so geringen Temperaturzunahme kaum eine Bedeutung für den Wärmehaushalt beilegen können. Bei Jungfischen ist infolge des höheren Wertes des Quotienten aus Oberfläche und Volumen die Wärmeleitung in ihrer Wirkung gesteigert. Auf die Temperatur der kleinen Fische übte die Sonne keine für meine Apparatur meßbare Wirkung mehr aus; ihre Temperatur wird vielmehr durch jede vorbeiziehende Wasserschliere beeinflußt, wie die Kurve zeigt. Mit nur wenigen Messungen versuchte ich mich über die diesbezüglich vorliegenden Verhältnisse zu informieren; sie sollen den Anfang einer Untersuchungsreihe, nicht aber einen endgültigen Abschluß bedeuten. Immerhin aber zeigen die Versuche, daß dem Sonnenschein infolge der im Wasser herrschenden besonderen physikalischen Bedingungen für den Wärmehaushalt der Fische keine größere Bedeutung zugedacht werden kann. Es sind aber doch m e ß b a r e Temperatuerhöhungen gefunden worden. Es lag an der noch immer zu rohen Methode, daß bloß die Durchschnittstemperaturen des Gewebes erfaßt werden. In den Pigmentzellen selbst tritt bei Bestrahlung gewiß eine noch stärkere Erwärmung auf, deren biologische Bedeutung uns freilich noch ganz unklar ist. Für den Organismus könnten derartige geringe lokale Erwärmungen vielleicht im Sinne einer Stimmulation von Bedeutung sein, wobei ich besonders an die intensive Pigmentierung des Zentralnervensystems durchsichtiger Fischlarven denke.

Wenn wir nun nochmals auf den Jugendfarbwechsel zurückkommen, so sind wir wohl gezwungen, seine thermoregulatorische Brauchbarkeit anzuzweifeln, sind aber vorläufig nicht imstande, etwas Positives über seine Bedeutung auszusagen.

Immerhin stellt ein bloß von der Beleuchtungsintensität, also dem direkt auffallenden Licht abhängiger Farbwechsel einen primitiven Regulationszustand dar, da direkte Zellreaktionen an ihr stärker beteiligt sind, und kann aus diesem Grunde vieleicht auch phylogenetisch ursprünlich sein. Dieser Farbwechsel mag bei den primitivsten, ältesten Stammformen der Vertebraten möglicherweise tonischen Funktionen gedient haben. Später übernahm das leistungsfähigste Lichtrezeptionsorgan, das Auge, die Herrschaft über den Farbwechsel und damit konnte auch das schwächere, vom Boden reflektierte Licht für die Steuerung der Schutzfärbung verwendet

werden. Wie der von Babák untersuchte, von den Augen abhängige Farbwechsel älterer Amphibienlarven zeigt, scheinen schon die im Seichtwasser lebenden Stammformen der Tetrapoden diesen der Schutzfärbung dienenden Farbwechsel besessen zu haben. Die rezenten Pisces haben ihn als den für das Wasserleben günstigsten Farbwechsel beibehalten. Das Landleben der Tetrapoden mit der Möglichkeit einer Ausnutzung der Strahlung zur Temperaturerhöhung des Körpers kann es mit sich gebracht haben, daß der von den Augen geleitete Farbwechsel unterdrückt und die ursprüngliche Pigmentexpansion im Licht, weil biologisch brauchbar, zur neuerlichen Geltung kam.

Anhang.

III. Überblick über die Pigmententwicklung.

1. Untersuchungen an Perca fluviatilis.

Das erste Auftreten von Melanophoren findet gemäß der raschen Entwicklung des Barsches schon am 3. Tage nach der Befruchtung statt, wenn man den Barsch bei einer durchschnittlichen Temperatur von 14° der Entwicklung überläßt.

Am 4. Tage sind die Farbzellen bereits sehr zahlreich vertreten. Der Embryo befindet sich zu dieser Zeit noch auf einem verhältnismäßig frühen Entwicklungsstadium. Das Herz zeigt keine Pulsationen. In der Labyrinthanlage ist die Ausbildung der Otholithen eben erst zu verzeichnen. Die wenigen Melanophoren, die anfangs angelegt werden, sind sowohl am kaudalen Dottersackrande zu finden wie in den anschließenden Rumpfsegmenten, wo sie größtenteils ventral zur Entwicklung kommen. Nur ganz wenige sind auch schon auf der dorsalen Körperhälfte und auf den Seiten des Embryos vorhanden.

Am 5. Tage hat die Zahl der Pigmentzellen weiter zugenommen, sowohl auf dem Dottersack wie auf der kaudalen Körperhälfte. Die kraniale Hälfte des Körpers bleibt sehr spärlich bis unpigmentiert. Die Melanophoren sind morphologisch noch wenig weit entwickelt. Die Fortsätze sind ganz kurz und es ist noch kein Formunterschied zwischen den Farbzellen des Dottersackes und denen des Körpers vorhanden. Die ventral liegenden Farbzellen bilden eine Doppelreihe, die rechte und linke Seite wird durch den Flossensaum getrennt (Taf. VIII, Abb. 16). Sie sind in ihrer Lagerung und in ihrem Auftreten nicht streng segmental. Die Zellen überkreuzen die Myosepta und liegen oft zu zweien in einem Segment, während die benachbarten keine Farbzellen entwickelt haben. Es findet aber in den folgenden Tagen eine Vermehrung der Zahl der Zellen statt, so daß die Lücken geschlossen werden. Die Melanophoren entstehen in der ventralen Reihe an Ort und Stelle, wie die zwischen älteren, schon gestaltlich differenzierten eingeschalteten jüngeren, noch wenig Pigment führenden Zellen beweisen.

Auffallend ist beim Barsch das relativ frühe Auftreten von Melaninpigment, da doch in vielen Fällen erst die Zeit der ersten Herzpulsationen mit dem Auftreten von Pigment zusammenfällt, wie es die von List untersuchten Labriden, *Coregonus fera* nach Becher und, wie ich beobachten konnte, auch die jungen Hechte zeigen. Weiter ist hervorzuheben, daß das erste Melanin, nicht wie es bei den meisten Fischen der Fall ist, in den Augen *(Salmo,* Cypriniden, *Coregonus),* sondern schon in Körperchromatophoren abgelagert wird. Das erste Retinapigment findet sich beim Barsch am 6. Tage der Entwicklung vor. (Die Entwicklung von Augenpigment ist bei anderen einheimischen Perciden noch weiter verzögert. Der junge Zander *(Lucioperca sandra)* schlüpft mit vollständig unpigmentierten Augen aus, besitzt aber ein gut entwickeltes Melanophorenkleid, welches in der Verteilung der einzelnen Farbzellen dem Barsch sehr ähnlich ist. Erst in den folgenden Tagen setzt die Melaninbildung in den Augen ein, die dann rasch vor sich geht.)

Am 6. und 7. Tage nach der Befruchtung treten die ersten Herzpulsationen auf. Die großen Gefäße sind bereits ausgebildet. In den Retinae sind die ersten Melaningranula zu finden. Auf diesem Stadium bilden sich reichlich Muskelfasern aus. Die Embryonen beginnen spontane Atembewegungen innerhalb der Zona radiata auszuführen.

Schema der Verteilung der Melanophoren:

	Zahl der Zellen		
Dottersack .	80—90	80	80
Darm .	11	8	8
ventrale Pigmentlinie	33	32	25
Körperseiten	16	6	5
Rücken . .	18		17

Alle Melanophoren haben sich durch Verlängerung und Verästelung ihrer Ausläufer weiterentwickelt, am allermeisten die des Dottersackes, welche jetzt mehr als das Doppelte der Fläche einnehmen wie am 5. Tag und reichlich weitere Melaningranula gebildet haben. Der Dottersack ist in seinem ganzen Umfang pigmentiert. Das bekannte synzitiale Zusammenhängen der Melanophoren ist hier zum ersten Mal in ganz ausgeprägter Form zu sehen.

Der Enddarm hat sich deutlich erkennbar vom Körper abgehoben. Es tritt eine Vermehrung der Pigmentzellen an dieser Stelle ein, doch liegen sie alle an der unteren Hälfte des Darmes, ganz entsprechend den übrigen Körpermelanophoren. Man kann diese Zellen vielleicht als eine Fortsetzung der übrigen ventralen Melanophorenmasse ansehen. Die im vorigen Stadium an dieser Stelle noch recht ungeordnet liegenden Pigmentzellen zeigen hier den Beginn auffallender Form- und Lageveränderungen, die für das Aussehen des Jugendkleides von Wichtigkeit sind. Parallel laufend mit reichlicher Vermehrung der Muskelfasern und Ausbildung der arteria und

vena caudalis beobachtete man eine auffallende, strenge Reihenstellung der ventralen Pigmentzellen in eine Doppelreihe, symmetrisch zur Mediane (Taf. IX, Abb. 17). Bei oberflächlicher Betrachtung könnte man geneigt sein, diesen Vorgang als eine Wanderung von Pigmentzellen aufzufassen. Bei Berücksichtigung der übrigen Organausbildungen ist aber vielleicht die Deutung viel wahrscheinlicher, daß die infolge der Muskelbildung sich stark auswirkenden Dickenzunahme des Körpers und die im Bindegewebe infolge der Gefäßbildung bedingten Lageveränderungen der Mesenchymzellen die Melanophoren rein passiv an den unteren Kuppen der Muskelsegmente zusammendrängen. Ich glaube, daß diese Deutung immerhin leichter vorstellbar ist, als eine aktive Wanderung einer so spezialisierten Zelle anzunehmen. Ich will in einem der nächsten Abschnitte nochmals auf diese Frage zurückkommen.

Hinsichtlich der Entwicklung des ersten Augenpigments ist die Erscheinung hervorzuheben, daß die ersten Melaninkörnchen in der dorsalen Hälfte des Auges erscheinen und dort schon reichlich angehäuft sein können, während die untere Hälfte noch nicht eine Spur davon entwickelt hat.

Am 8. Tage der Entwicklung ist kein Chromatophorenzuwachs zu verzeichnen.

Dottersack	unverändert	unverändert	unverändert
Anus ...	5 unten, 3 oben	6 unten, 3 oben	5 unten, 2 oben
Ventrale Reihe	32	23	29
Körper	22	19	—

Die Pigmentierung des Auges nimmt zu, die obere Hälfte ist dunkel, die untere Hälfte noch sehr schütter pigmentiert. Eine Vermehrung der Melaninkörnchen und eine weitere Ramifizierung der Farbzellen fällt auf, in besonders ausgeprägter Weise bei den Melanophoren, die den Dottersack wie ein Netz umspinnen.

Am 9. und 10. Tage ist die Melaninpigmentation des Auges abgeschlossen. Zum ersten Mal tritt Guanin im Auge auf. Am 10. Tag setzt das Ausschlüpfen der Fische ein.

Dottersack	unveränd.	unveränd.	unveränd.	unveränd.	unveränd.
Anus . . .	3 ob., 1 unt.	8 ob., 1 unt.	6 ob., 1 unt.	2 ob., 1 unt.	2 ob., 1 unt.
Ventrale Linie . .	31	33	28	34	30
Körper	11 9 4	8 8 2	6 5 3	12 2 2	9 9 10
Nachhirn . . .	1	2 2	2	2 2	2 2
Pericoelomatisches Pigment	6	3	3	—	1

In diesem Alter ist eine Reihe interessanter Entwicklungsvorgänge im Pigment zum Abschluß gekommen. Alle Melanophoren lassen jetzt mit größter Deutlichkeit die Differenzierungen erkennen, welche für das jugentliche Farbkleid des Barsches so bezeichnend sind. Vor allem muß betont werden, daß das meiste Melanin ventral

zur Ausbildung kam. So führt auch der Dottersack sein Pigment reichlicher auf der unteren Hälfte. Am Pigment des Enddarmes sind sehr interessante Veränderungen zu sehen. Aus der Tabelle des 8. Tages ist schon ersichtlich, daß die Melanophoren ihre Lage an der Unterseite des Darmes verlassen und zum Teil sich oberhalb desselben festgesetzt haben. Dieser Vorgang findet erst in den nächsten Stadien seinen endgültigen Abschluß in einer rein dorsalen Lagerung sämtlicher Darmchromatophoren. Diese Pigmentzellen sind in ihrer Gestalt schon weit differenziert, sie zeigen eine ausgesprochene Plattenform mit vielen verzweigten, lappenförmigen Fortsätzen und sind die größten Schwarzzellen des Fisches. Ihre Wanderung ist eine sehr langsame. Auch hier ist eine amöboide Fortbewegung sehr schwer vorstellbar, viel eher könnte man geneigt sein, ebenfalls eine passive Verlagerung, etwa durch Wachstum und Vermehrung der übrigen Bindegewebszellen, anzunehmen.

Statt der sich früher in eine paarige Reihe anordnenden, ventralen Pigmentzellen sehen wir jetzt eine einzige, schnurgerade ausgerichtete Reihe von Melanophoren die ventrale Pigmentmasse bildend. Schnittpräparate lehren aber, daß der Zellkörper bald der rechten, bald der linken Kuppe der Muskelsegmente angehört. Das Aussehen dieser Zellen ist aber ganz auffallend gleich. Alle senden ihre Fortsätze nach drei Richtungen des Raumes aus. An einem Schnitt sieht man, daß die Zellarme immer dem Verlauf des lockeren Bindegewebes folgen, wie es ja auch mechanisch selbstverständlich ist. Da nun als Grenzen die paarigen Muskelmassen einerseits, das straffe Bindegewebe, welches den unteren Flossensaum auszusteifen hat, anderseits in Betracht kommen, so finden wir auch die Zellfortsätze nach drei Richtungen wachsen (Taf. IX, Abb. 18). Der Melanoblast sendet einen Arm in die mediane, bindegewebige Scheidewand der linken und rechten Muskelmasse, der dort bis zur vena caudalis vordringen kann. Hier wird ihm der Weg versperrt und so kommt es vor allem auf älteren Stadien vor, daß der im Weiterwachsen begriffene Zellfortsatz sich gabelt und die Vene an ihrer unteren Hälfte zu umschließen beginnt. Ferner kann die Pigmentzelle je einen Fortsatz von der unteren Kuppe der Muskelsegmente nach der Epidermis entsenden, welcher sich nach Berührung mit dieser nach abwärts wendet und sich so zwischen der Epidermis und dem Fasergewebe des Flossensaumes einschiebt. Die ganz eigenartige Gleichmäßigkeit in der Form der ventralen Chromatophoren ergibt sich leicht aus den bis zur Schwanzflosse gleichen histologischen Verhältnissen. Nur die ersten Melanophoren fallen aus der sonst streng eingehaltenen Formengleichheit heraus. Unmittelbar hinter dem Anus ist nämlich der den Chromatophoren zum Wachstum zur Verfügung stehende Raum so groß, daß eine einzige Farbzelle ihn nicht ganz einnehmen kann und so treten hier zwei benachbarte Zellen nebeneinander auf und haben in diesem Fall nur in zwei Richtungen ihre Arme zu entfalten.

Aus dem Wachstum des Jungfisches ist weiter zu erklären, daß aus der vorher doppelreihigen Melanophorenmasse eine einreihige wurde. Die Zahl der Pigmentzellen ist, wie aus den Tabellen ersichtlich, konstant geblieben. Die Länge dieser Melanophorenreihe ist aber, wie Messungen mit dem Okularmikrometer ergaben, seit der Anlage der paarigen Reihe auf das Doppelte gestiegen. Die durch das gleichzeitige Dickenwachstum des Fisches immer stärker ventral zusammengedrängten Pigmentzellen ordnen sich nun infolge des freiwerdenden Raumes serial an, zeigen aber ständig durch die Lagebeziehung des Zellkörpers zur rechten oder linken Muskelmasse ihre Ableitung von einer paarigen Reihe an.

Die im Anfang an den Seiten des Embryonalkörpers gebildeten Farbzellen zeigen eine ganz andere, nicht weniger interessante Ausbildung. Sie finden sich während der Entwicklung mit immer größerer Deutlichkeit auf den Stellen ein, wo ein Myocomma mit der Haut zusammenfällt. Ihr weiteres Wachstum geht dann so vor sich, daß sie dem Myocomma in seinem Verlauf folgen und so zu einem langen, fadenförmigen Gebilde heranwachsen und auch dessen Krümmung mitmachen. Die Querfortsätze werden nur spärlich angelegt. Eine intermetamere Verteilung von Pigmentzellen ist nichts Neues (Gilson, Wagner), aber hier geht außer der Lagebeziehung noch eine so ungewöhnliche Formveränderung vor sich, daß sie bei keinem anderen bisher bekannten Jungfisch ihresgleichen findet. Ich betrachte die geschilderte Erscheinung als eine weitere Stütze für die bekannte Behauptung von Provazek, daß die Pigmentzellen bei ihrer Anordnung den Linien des gleichartigen histologischen Widerstandes folgen und auch in diesem Sinne ihre Fortsätze aussenden. Im Anschluß daran ist es nicht uninteressant zu erwähnen, daß auch Melanophoren der ventralen Linie einen längeren Fortsatz über einem Myocomma entwickeln können. Die Vermutung, durch Abtrennung eines solchen Fortsatzes die Vermehrung der Hautchromatophoren zu erklären, wäre vielleicht nicht ganz von der Hand zu weisen, doch etwas Derartiges direkt zu beobachten, ist mir nicht gelungen.

Am 13. und 14. Tag der Entwicklung ist ein außergewöhnlich rasches Wachstum und Neuauftreten von Pigmentzellen über der sich eben ausbildenden Schwimmblase zu verzeichnen. Parallel mit dieser Erscheinung geht eine Reduktion des Dottersackes vor sich. Er ist schmal ellipsoidisch geworden. Die auf ihm befindlichen Pigmentzellen sind sehr zusammengedrängt, haben ihre frühere Gestalt

Dottersack......	25	38	38	38
Anus	30	50	40	80
Dorsaler Teil der Leibeshöhle.	40	48	48	60
Ventrales Pigment	31	32	34	31
Haut..............	10 7	9 6 6	12 13 1	13 11
Schwanzflosse....	40 oben, 2 unten	6 7	5 5	3 5
Nachhirn	2	7	5	10
Mittelhirn..............	—	2	2	8
Labyrinth....	1	2	2	2 4

verloren und sehen degeneriert aus. Ihre Zahl hat abgenommen. Das Verschwinden der Zellen kann ich mir nur durch Resorption erklären. Eine Abwanderung nach der Leibeshöhle hin, wo jetzt eine rasche und reichliche Pigmenthäufung stattfindet, kann nicht angenommen werden, da man ja Pigmentzellen auf der Wanderschaft antreffen müßte. Wie aber der Organismus das chemisch so resistente Melanin mobil macht, ist mir nicht klar geworden.

Am 15. Tag ist der Dottersack bis auf einen Rest der Ölkugel aufgezehrt. Das Entwicklungsstadium ist durch ein reichliches Auftreten von Lipochrom ausgezeichnet. Schon am 13. Tag sind über dem Kleinhirn Gelbzellen mit sehr geringem Lipochromgehalt aufgetreten. Inzwischen wurde viel Farbstoff ausgeschieden und neue Farbzellen angelegt. Mittel- und Nachhirn sind intensiv gelb pigmentiert. Die Lipophoren stellen kleine Zellen dar, aber über dem Gehirn sind sie so dicht gelagert, daß eine kontinuierliche Lipochromschicht gebildet wird. Ihr Umriß ist sehr undeutlich, ihre Gestalt tropfenförmig; nur selten sind sie etwas größer und spärlich verzweigt. Die Fortsätze sind dann kurz und breitlappig. Die Farbe des Pigments ist grünlichgelb.

Reste des Dottersackes.......	zirka 30	zirka 30
Anus.............................	4 oben	11 oben
Dorsaler Teil der Leibeshöhle.....	∞	∞
Ventrale Linie	31	32
Haut..	10 14	15 12
Rückenmark........	24	26
Schwanzflosse......	4 6	4 12
Nachhirn	10	6
Mittelhirn..	11	14
Vorderhirn	2	2
Labyrinth	2	2

Die Melanophoren haben den für das Jugendkleid des Barsches typischen Entwicklungszustand erreicht. Das Pigment des Dottersackes ist weiter im Schwinden. Die Leibeshöhle trägt an ihrer ganzen oberen Fläche einen dichten Pigmentmantel. Die Hautchromatophoren werden allmählich zahlreicher. Die Rückenhaut bildet Schwarzzellen aus, welche aber im Gegensatz zu den übrigen den normalen, sternförmigen Bau zeigen. Wichtig ist das Erscheinen von Pigmentzellen in den Rückenmarkshäuten. Das Auftreten dieser Farbzellen ist kein geordnetes und schwankt bei den einzelnen Individuen stark. Im allgemeinen geht die Pigmentierung von drei Stellen, vom Gehirn, von der Mitte und vom Ende des Rückenmarks aus vor sich. Das Gehirn wird reich pigmentiert und besonders die Corpora bigemina.

Im Grunde genommen ist damit das Jugendkleid des Barsches ausgebildet. Im Laufe der nächsten Tage wird das Melaninpigment des Gehirns und Rückenmarks dichter. Eine besonders starke Anhäufung von Melanin findet über der dorsalen Hälfte der Schwimmblase statt, welche bereits mit Gas gefüllt ist. Die Lipochrombildung

greift vom Gehirn auf das Rückenmark über. Bald tritt unabhängig davon auch am hinteren Ende der Medulla gelbes Pigment auf und im Lauf einiger Tage ist Gehirn und Rückenmark dicht von Lipochrom umgeben. In der Haut ist das Lipochrom sehr schütter ausgebildet, in der dorsalen Körperhälfte etwas dichter als in der ventralen. Die Masse des Lipochroms ist demnach perineural abgelagert.

Diese Anordnung der Farbzellen wird wochenlang ohne wesentliche Änderung beihalten. Infolge des schütteren Hautpigments sind die Barsche auffallend durchsichtig und stimmen darin mit den meisten pelagisch lebenden Tieren überein. Es muß in diesem Zusammenhang betont werden, daß das dichteste Pigment über den Verdauungsorganen, Schwimmblase und Zentralnervensystem abgelagert ist. Das letztere ist ganz besonders reichlich mit Pigment versorgt, da die von den Melanophoren unbedeckten Stellen vollständig mit Lipochrom ausgefüllt werden. Über die Bedeutung dieser Erscheinungen wurde bereits berichtet (p. 583).

Bei einer Länge der Fische von 9 *mm* setzt wieder eine weitere Periode der Ausgestaltung des Hautpigments ein. Die Melanophoren verlieren ihre bisherige charakteristische Fadenform, bilden reichlich Querfortsätze aus und werden allmählich den Hautchromatophoren erwachsener Barsche ähnlicher. Bis dahin haben die Tiere noch ihren embryonalen Flossensaum beibehalten. Erst nach Ausbildung der normalen Flossen ändern die Fische bei einer Länge von 15 *mm* ihre bisherige Lebensweise, indem sie sich in der Nähe von Pflanzen aufzuhalten beginnen, und gleichzeitig damit kommt auch die Querstreifung, die Bildung von Guanophoren und die anderen Elemente der Hautfärbung erwachsener Barsche zur Ausbildung.

2. Untersuchungen an Salmo salvelinus.

Der Saibling zeigt bezüglich seiner Pigmententwicklung viel Ähnlichkeit mit der von Wagner beschriebenen Forelle, doch sind im einzelnen so große Unterschiede zu verzeichnen, daß es sich lohnt, darüber zu berichten.

In beiden Fällen ist es das Auge, welches zuerst Melanin entwickelt. Im Auftreten der ersten Farbzellen unterscheiden sich aber die beiden Arten recht bedeutend. Während die Schwarzzellen bei der Forelle anfangs bloß über den dorsalen Kuppen der ersten Muskelsegmente erscheinen, von wo dieselben dann in kraniocaudaler Richtung immer neu ausgebildet, schon nach 4 Tagen drei Viertel des Körpers durchziehen, ohne daß, mit Ausnahme weniger Zellen über dem Gehirn, der übrige Körper pigmentiert wäre, tritt das Pigment beim Saibling schon von Anfang an viel reichlicher auf. Die Melanophoren bilden sich auch hier ursprünglich über den ersten Muskelsegmenten aus, aber ungefähr gleichzeitig erscheinen auch einige Zellen in der Seitenlinie. Diese beiden Pigmentlinien

ergänzen sich dann in kranio-caudaler Richtung, so wie bei der Forelle die einzige dorsale Linie. Auf einem Stadium, in dem die dorsale Pigmentlinie schon drei Viertel des Körpers bedeckt, ist beim Saibling bereits eine dritte ventrale Linie aufgetreten, deren Melanophoren an den unteren Kuppen der Muskelsegmente entstehen und deren Entwicklung ebenfall caudal fortschreitet. Die Verhältnisse liegen auf diesem Stadium wie folgt: Die paarige dorsale Linie bedeckt den Rücken bis hinter den Anus, die paarige Laterallinie reicht entweder so weit wie letztere oder ist häufig um wenige Segmente zurück. Die ebenfalls als paarig zu bezeichnende Ventrallinie ist um mehrere Segmente zurück und hat gewöhnlich die volle Länge des Darmes nicht erreicht. Das Ventralpigment der Forelle entwickelt sich von der Schwanzspitze an in kranialer Richtung, also ganz entgegengesetzt dem Verhalten beim Saibling. Und noch ein weiterer Umstand unterscheidet die Jungbrut beider Arten. Während bei den Forellen die Schwarzzellen sich schon bald von der dorsalen Masse aus intermetamer zu entwickeln beginnen, fehlt eine solche Erscheinung den Saiblingen gänzlich, und gerade darin liegt das ganz andere Aussehen der Saiblingsembryonen begründet. Die .Lagerung der Melanophoren ist in keiner Pigmentlinie streng segmental, immer finden sich mehrere Zellen in einem Segment vor. Recht früh tritt beim Saibling das erste Lipochrom auf. Schon zu einer Zeit, in der das Melaninpigment zwei Drittel des Körpers bedeckt, sind bereits Lipophoren zu finden. Sehr wenige liegen über dem Gehirn, die meisten am Rücken, viele zwischen den Schwarzzellen der Seitenlinie. Die Lipophoren sind nicht so geordnet in ihrem Auftreten wie das schwarze Pigment. Sie erscheinen vielfach auch außerhalb des Bereiches der Melanophoren und sind dann in den pigmentfreien Zwischenfeldern anzutreffen. Auch in diesem Verhalten ist gegenüber der Forelle ein Unterschied festzustellen. Wagner beschreibt das erste Lipochrompigment in der Region der Gehörblasen. Beim Saibling findet sich auch dort etwas Lipochrom, aber im Vergleich zum Rücken viel weniger.

Im Verlauf der Weiterentwicklung setzt sich die ventrale Linie hinter den Anus fort, ihre Zellen zeigen ein rasches Wachstum und sind bald mit den hintersten Rückenmelanophoren im gleichen Segment anzutreffen. Ehe noch das Körperende erreicht wird, erscheint im unteren Teil der Caudalis ein neues Bildungsfeld von Schwarzzellen. Eine Einwanderung von Körpermelanophoren erscheint durch den weiten Abstand ganz unmöglich. Interessant ist, daß kurz vor dem Auftreten der ersten Pigmentzellen in dem betreffenden Abschnitt der Schwanzflosse ein Blutgefäß gebildet wurde. Soweit nun sein Kapillarnetz reicht, kommen jetzt Schwarzzellen zur Ausbildung. Die Zellen entstehen also beim Saibling an Ort und Stelle ganz im Gegensatz zur Forelle, wo nach Wagner der Schwanz durch Einwanderung von Körpermelanophoren besiedelt wird. Auch der Kopf bildet beim Saibling sein Pigment in einer

von der Forelle abweichenden Art. Zuerst treten beiderseits über dem Labyrinth Anhäufungen von Pigmentzellen auf, welche bald eine Querverbindung ausbilden. Zu dieser Zeit findet man auch schon über dem Mittelhirn, bald darauf auch über dem Vorderhirn wenige Zellen, die allmählich durch Neubildung vermehrt werden, so daß sich einige Tage vor dem Ausschlüpfen schon ein reichliches Kopfpigment entwickelt hat. Gleichzeitig findet auch die Ausbildung eines dichten Melanophorenmantels um das Rückenmark statt. Die Lipophoren haben inzwischen reichlich an Zahl zugenommen. Sie treten am ganzen Körper verstreut auf, sind aber am Rücken am dichtesten und dringen auch in den Flossensaum ein kleines Stück weit ein.

Vor dem Ausschlüpfen findet eine ausgiebigere Pigmentierung des Körpers in der Weise statt, daß die Zellen des Seitenlinienpigments heranwachsen und auseinanderweichen. Das früher ganz schmale Pigmentband der Seitenlinie wird auf diese Weise breiter und bedeckt bald die ganze Flanke des Embryos. Da durch Neuauftreten von Pigmentzellen die zwischen den älteren Melanophoren befindlichen, noch unpigmentierten Hautstellen ausgefüllt werden, so ergibt sich zur Zeit des Ausschlüpfens ein ziemlich gleichmäßig und dicht pigmentierter Körper.

Ich bin auf den Vergleich des Saiblings mit der Forelle hauptsächlich deshalb näher eingegangen, weil sich bei diesen Arten, ganz im Gegensatz zu ihrer sonstigen Armut an unterscheidenden morphologischen Merkmalen, in ihrer Pigmententwicklung eine solche Fülle von Verschiedenheiten zeigten, daß deren Behandlung wenigstens für den Systematiker nicht ohne Interesse sein dürfte.

IV. Zusammenfassung.

1. Schon nach der Ausbildung der ersten Melaningranula ist der Melanophor zur Pigmentverlagerung fähig.

2. Bei jungen Melanophoren sind Kontraktions- und Expansionsströmung in ihrem Aussehen deutlich verschieden.

Bei der Kontraktion treten die zuerst gleichmäßig verteilten Pigmentgranula in Schollen zusammen, welche dann zentripetal abwandern.

Während der Expansionsphase wandern die Körnchen schütter verteilt der Peripherie zu und zeigen bei abgeplatteten Melanophoren eine deutliche Reihenstellung.

Bei den im Querschnitt runden Schwarzzellen der Barsche, die keine Reihenstellung der Körnchen und keine Sphäre erkennen lassen, findet man die Körnchen bei maximaler Expansion ganz nach der Peripherie des Protoplasten abgedrängt, so daß sich die Wirkung einer Zellsphäre auch dort äußert, wo man sie nicht schon äußerlich erkennen kann.

3. Der Farbwechsel der untersuchten Jungfische ist im Gegensatz zu dem erwachsener Fische von der Bodenfarbe unabhängig und wird durch die herrschende Lichtintensität bestimmt.

4. Bei Belichtung tritt Expansion, bei Verdunklung Kontraktion der Melanophoren auf.

5. Diese Reaktion nimmt beim Barsch nach der Resorption des Dottersackes, beim Saibling schon vor dem Ausschlüpfen an Deutlichkeit ab.

6. An dem Jugendfarbwechsel des Barsches ist eine direkte Lichtreaktion beteiligt.

7. Schon die jüngsten Melanophoren vom Saibling zeigen eine Kontraktion auf Einwirkung von Adrenalin, eine Expansion auf Adrenalinzusatz nach Ergotaminvergiftung und eine Expansion auf den elektrischen Reiz nach Ergotamin- und Cholinbehandlung.

8. Da auch die histologische Darstellung von Nervenendigungen gelingt, so ist eine sympathische und parasympathische Innervation der jüngsten Melanophoren bewiesen.

9. Der Jugendfarbwechsel hat keine thermoregulatorische Bedeutung, da bei Bestrahlung mit Sonnenlicht kleine Fische überhaupt keine, größere Fische nur unbedeutende Temperaturerhöhungen aufweisen.

10. Beim Barsch zeigen die Melanophoren auffallende Gestaltsformen, die im engsten Zusammenhang mit dem zu ihrem Wachstum verfügbaren Raum stehen.

11. Die Saiblinge unterscheiden sich in ihrer Pigmententwicklung in vielen Punkten von den Forellen.

V. Literaturverzeichnis.

1. Abolin L., Beeinflussung des Farbwechsels der Fische durch Chemikalien. I. Infundin- und Adrenalinwirkung auf die Melano- und Xantophoren der Elritze. Arch. f. mikroskop. Anat. und Entwicklungsmech., *104*, 1925.

2. Babák E., Zur chromatischen Hautfunktion der Amphibien. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol., *131*, 1910.

3. Ballowitz E., Die Nervenendigungen der Pigmentzellen. Ein Beitrag zur Kenntnis des Zusammenhanges der Endverzweigungen der Nerven mit dem Protoplasma der Zellen. Zeitschr. f. wiss. Zool., *56*, 1893.

4. — Über die Pigmentströmung in den Farbstoffzellen und die Kanälchenstruktur des Chromatophorenprotoplasmas. Nach Beobachtungen an der lebenden Pigmentzelle und nach kinematographischen Aufnahmen. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol., *157*, 1914.

— Zur Kenntnis des feineren Baues des Chromatophorenprotoplasmas. Arch. f. Zellenforschung, *12*, 1914.

6. Becher H., Über die Entwicklung der Farbstoffzellen in der Haut der Knochenfische. Verhandl. d. anatom. Ges., *67*, 1929, Erg.-Heft.

7. — Über die Verwendung des Opakilluminators zu biologischen Untersuchungen nebst Beobachtungen an den lebenden Chromatophoren der Fischhaut im auffallenden Licht. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk., *46*, 1929.

8. Biedermann W., Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. II. Teil: Die Hautfärbung der Fische, Amphibien und Reptilien. Ergebnisse der Biologie, *1*, 1926.

9. Bolk L., Über die segmentale Anordnung der Melanoblasten bei jungen Teleostiern. Anat. Anz., Erg.-Heft, *32*, 1908.

10. v. Frisch K., Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol., *138*, 1911.

11. — Über farbige Anpassung bei Fischen. Zool. Jahrb., Abt. f. Zool. u. Physiol., *32*, 1922.

12. Fuchs R. F., Der Farbenwechsel und die chromatische Hautfunktion der Tiere. Winterstein's Handb. d. vergl. Physiol., *3*, 1, 1914.

13. Giersberg H., Der Farbwechsel der Fische. Zeitschr. f. vergl. Physiol., *13*, 1930.

14. Krüger P. und Kern H., Die physikalische und physiologische Bedeutung des Pigments bei Amphibien und Reptilien. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol., *202*, 1926.

15. Krüger P., Über die Bedeutung der ultraroten Strahlen für den Wärmehaushalt der Poikilothermen. Biolog. Zentralbl., *49*, 1929.

16. Mayerhofer F., Farbwechselversuche am Hechte. Arch. f. Entw.-Mech. Organismen, *28*, 1909.

17. Provazek S., Beitrag zur Pigmentfrage. Zool. Anz., *23*, 1900.

18. Rhumbler L., Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. II. Mechanik der Abrückung von Zelleinlagerungen aus Verdichtungszentren der Zelle im Anschluß an Fischel's Vitalfärbungen an Echinodermeneiern und Bütschli's Gelatinespindeln erläutert. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen, *9*, 1900.

19. Scharrer E., Die Lichtempfindlichkeit blinder Elritzen. Zeitschr. f. vergl. Physiol., *7*, 1928.

20. Schmidt W. I., Die Chromatophoren der Reptilienhaut. Arch. f. mikrosk. Anat., Abt. I, *90*, 1917.

21. Wagner K., Beiträge zur Entstehung des jugendlichen Farbkleides der Forelle. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., biol. Suppl., *2*, 1911.

Wenckebach K. F., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Arch. f. mikroskop. Anat. u. Entst.-Gesch., *28*, 1886.

Inhaltsverzeichnis.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Abb. 1. Expansionszustand der Melanophoren von *Perca* in diffusem Licht.
2. direktem Sonnenlicht.

Tafel II.

Abb. 3. Expansionszustand der Melanophoren von *Perca* in vollständiger Dunkelheit (Nacht).
4. Expansionszustand direktem Sonnenlicht.

Tafel III.

Abb. 5. Expansionszustand der Melanophoren von *Salmo salvelinus* in direktem Sonnenlicht.
6. Expansionszustand bei Nacht.

Tafel IV.

Abb. 7. Der Expansionszustand der Melanophoren vom Barsch nach einer Verdunklung. (Belichtung des Fisches und Auslösung des Kameraverschlusses erfolgte gleichzeitig.)
8. Die infolge der Belichtung (Dauer 2 Minuten) stattfindende Expansion der Melanophoren desselben Tieres.

Tafel V.

Abb. 9. *Salmo salvelinus:* Expansionszustand der Melanophoren in der NaCl-Lösung.
10. Dasselbe Tier: Die auf eine Adrenalinzugabe (1 : 3000) erfolgte Kontraktion der Melanophoren.

Tafel VI.

Abb. 11. *S. salv.:* Kontraktion der Melanophoren in der Ergotaminlösung.
12. Dasselbe Tier: Expansion der Melanophoren nach Adrenalinzusatz.

Tafel VII.

Abb. 13. Dasselbe Tier: Dasselbe (6^m später phot. wie Abb. 12).
14. Rückgang der Expansion nach weiteren 45^m.

Tafel VIII.

Abb. 15. *S. salv.:* Nervenendigungen.
16. *Perca:* 5 Tage nach der Befruchtung.

Tafel IX.

Abb. 17. *Perca:* 7 Tage nach der Befruchtung.
18. 14 Tage nach der Befruchtung. Ventrales Pigment.

Die Abbildungen 7—14 sind Lebendaufnahmen.

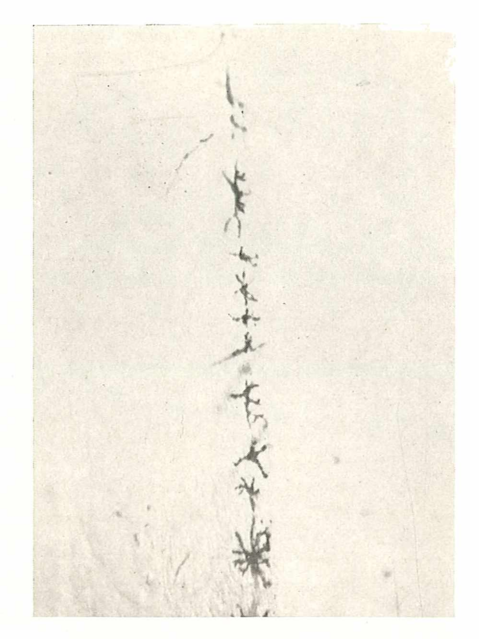


Abb. 1.

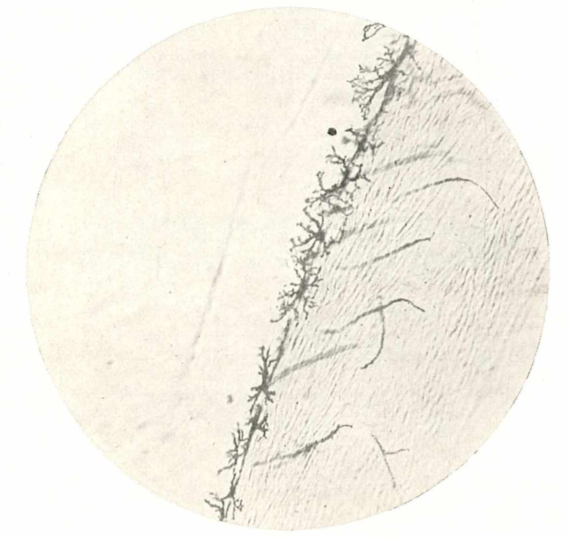


Abb. 2.



Abb. 3.

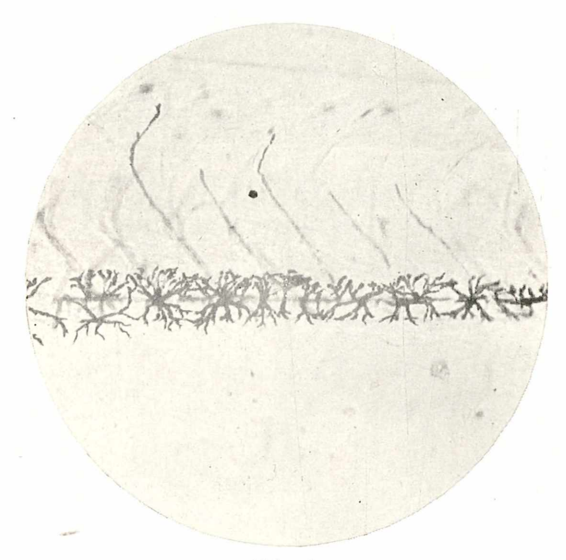


Abb. 4.

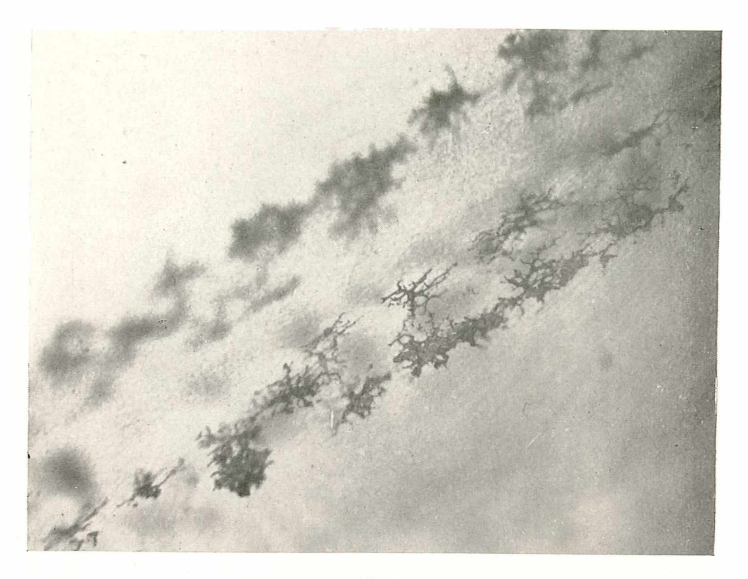


Abb. 5.



Abb. 6.

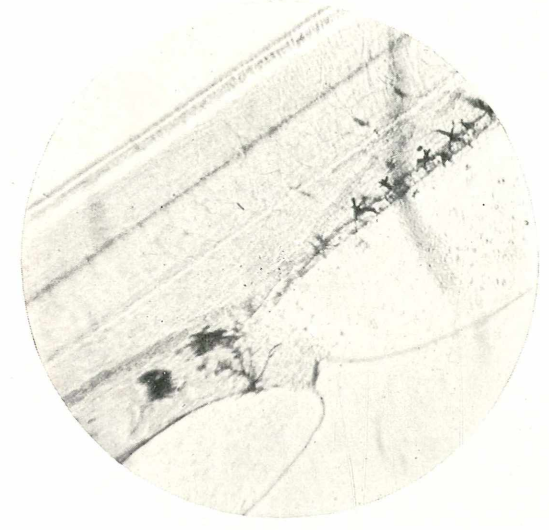


Abb. 7.

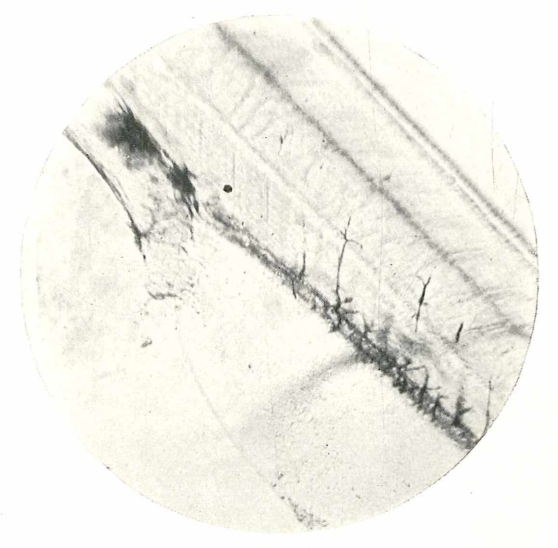


Abb. 8.

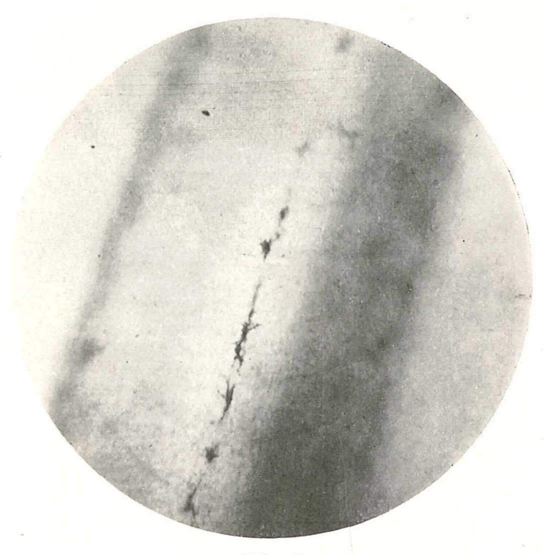


Abb. 9.

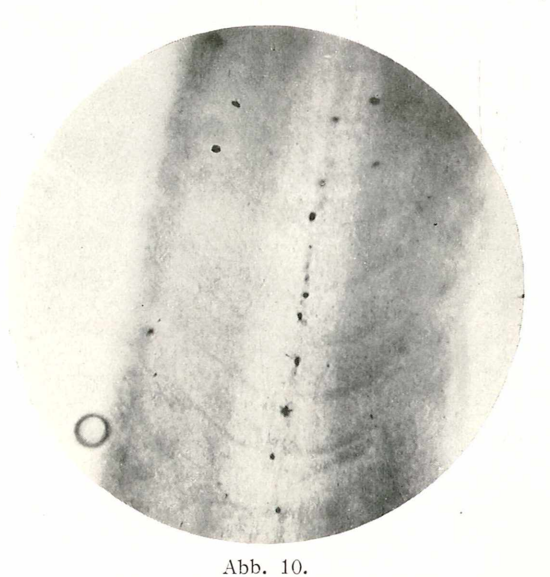


Abb. 10.

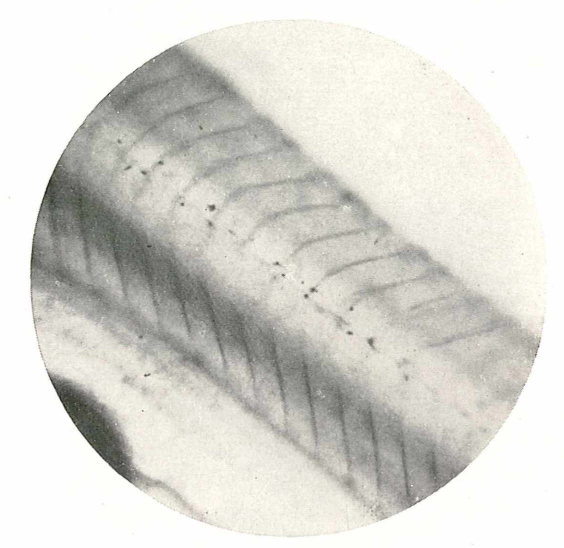


Abb. 11.

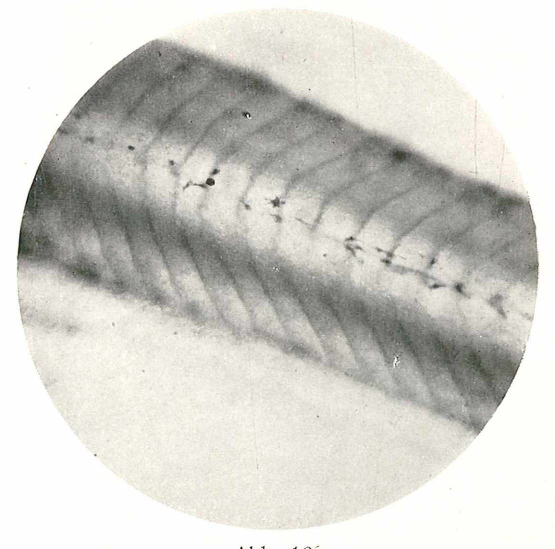


Abb. 12.

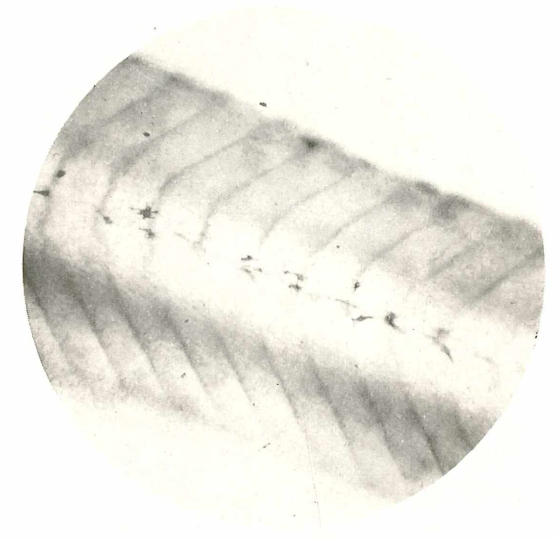


Abb. 13.

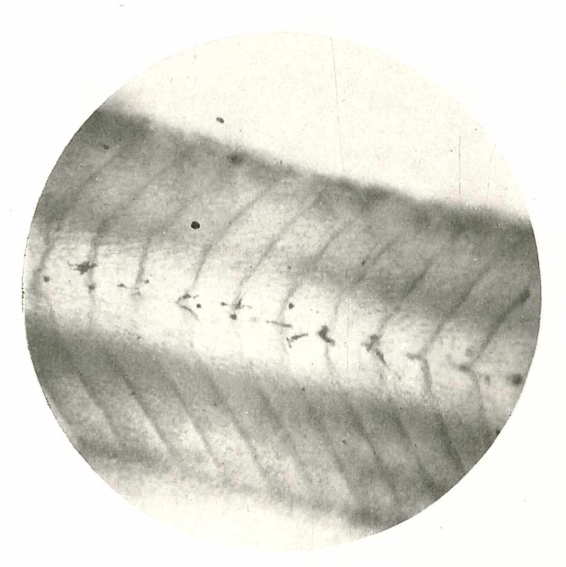


Abb. 14.

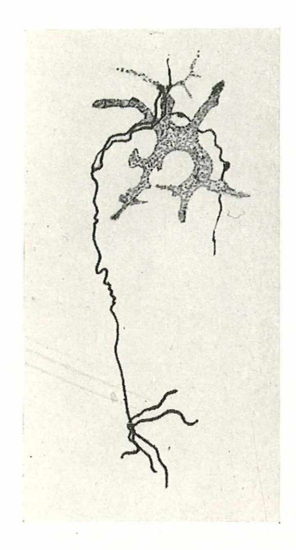


Abb. 15.

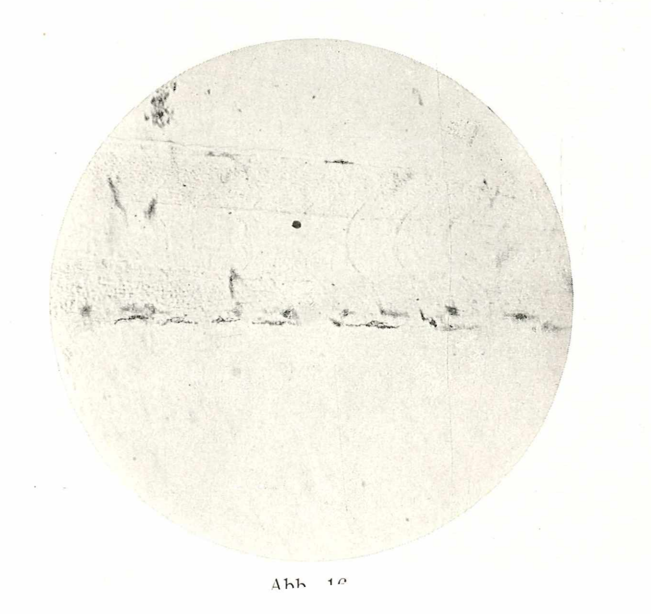


Abb. 16.

Duspiva F.: Physiologie der Melanophoren von Fischembryonen. Tafel IX

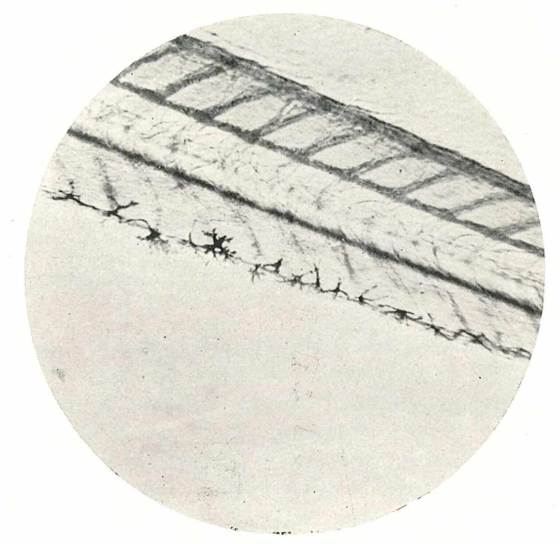


Abb. 17.

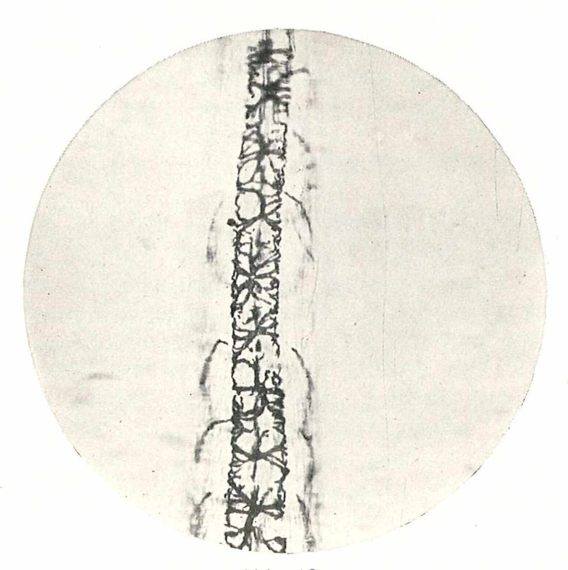


Abb. 18.